

FESTSCHRIFT

ZUR FEIER DES FÜNFHUNDERTJÄHRIGEN BESTEHENS

DER

RUPERTO-CAROLA

DARGEBRACHT

VON DEM

NATURHISTORISCH-MEDICINISCHEN VEREIN

ZU

HEIDELBERG.

B. NATURHISTORISCHER THEIL.

INHALT: MORPHOLOGISCHE STUDIEN ÜBER DIE ORCHIDEENBLÜTHE VON E. PFITZER. —
ÜBER DIE REIFUNG DER EIER BEI AMEISEN UND WESPEN VON F. BLOCHMANN. — NOTIZ ZUR MOR-
PHOLOGIE DES AUGES DER MUSCHELN VON O. BÜTSCHLI.



HEIDELBERG.

CARL WINTER'S UNIVERSITÄTSBUCHHANDLUNG.

1886.

FESTSCHRIFT

DER FÜRSTEN DES HEILIGEN RÖMISCHEN REICHES

RUPERTO-CAROLA

GEGRÜNDET

AN DER UNIVERSITÄT HEIDELBERG

HEIDELBERG

AN DER UNIVERSITÄT HEIDELBERG

VERLAG VON F. V. COHN & CO. HEIDELBERG

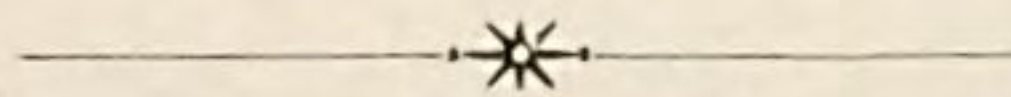


HEIDELBERG

VERLAG VON F. V. COHN & CO. HEIDELBERG

Morphologische Studien
über die
O r c h i d e e n b l ü t h e .

Von
E. Pfitzer.



Interpretation of the text

and the following text

and the following text



In einer früheren Veröffentlichung¹⁾ habe ich die Sproßfolge der Orchideen und die verschiedenartige Ausbildung ihrer vegetativen Organe, sowie deren Anpassung an die epiphytische oder terrestrische Lebensweise eingehend bearbeitet, die Blüthe dagegen, um nicht den Abschluß der Arbeit allzuweit hinauszuschieben, sehr kurz behandelt. Die nachfolgenden Darstellungen sollen in dieser Hinsicht gewissermaßen ergänzend eintreten und eine ausführlichere, wenn auch noch keineswegs vollständige Uebersicht der in der genannten großen Pflanzenfamilie vorkommenden Blüthenbildungen geben. Die Auffassung, zu welcher ich gelangt bin, weicht dabei vielfach von den bisher allgemein gültigen Deutungen ab, indem nach meinen Untersuchungen namentlich die Axe sich weit mehr an der Gestaltung der Blüthe betheiligt, als bisher vorausgesetzt wurde. So ist das Gynostemium, welches man für ein Verwachnungsproduct von Staubblättern und Griffel ansah, zum größten Theil eine Verlängerung des den unterständigen Fruchtknoten bildenden Axenbechers und auch Vieles, was bisher zum Labellum gerechnet wurde, muß als einseitige Ausbreitung der Blüthenaxe betrachtet werden. Ich habe ferner der Frage besondere Aufmerksamkeit gewidmet,

¹⁾ Grundzüge einer vergleichenden Morphologie der Orchideen. 193 S. Fol. mit 4 Tafeln und 35 Holzschnitten. Heidelberg 1882, C. Winter.

in wie weit sich Staminodien an dem Aufbau der Blüthe theiligen.

Es stellten sich mir bei dieser Arbeit mehrere erhebliche Schwierigkeiten in den Weg. Einmal ist eine sehr große Anzahl von Orchideengattungen noch gar nicht lebend in Europa, so daß frische Blüthen überhaupt nicht zu haben sind. Wenn aber auch die Pflanzen sich bereits in Cultur befinden, so gelingt es doch oft genug nicht frische Blumen zu erlangen und man ist auf getrocknetes Material beschränkt. Wenn solches nur überhaupt zur Verfügung steht, ist es nicht so sehr schwierig es wieder leidlich in seine frühere Form zurückzubringen. Ich habe dabei folgendes Verfahren als sehr zweckmäßig erprobt. Die getrocknete Blüthe wird zunächst einige Stunden in Alkohol gelegt, um die Luft aus den Geweben auszutreiben, dann kommt sie einen oder zwei Tage in starke Ammoniakflüssigkeit. In dieser breitet sie sich in bisweilen überraschender Weise aus, ist aber zunächst noch sehr weich und unhandlich. Man bringt sie deshalb abermals in Alkohol, wodurch sie eine viel größere Festigkeit bekommt; — ist es nothwendig, so kann durch Zusatz von schwefliger Säure oder nach De Vries's neuerem Vorschlag von chlorfaurem Kali und etwas Schwefelsäure noch eine Bleichung vorgenommen werden. Manche in dieser Weise behandelte Orchideenblüthen aus dem Herbar sind von frisch in Alkohol gesetzten nicht zu unterscheiden und wo das Ergebnis auch ein weniger günstiges ist, lassen sich die Blüthen in Weingeist liegend doch wenigstens gut untersuchen.

Das Bedauerliche ist nur, daß von vielen für die Entscheidung wichtiger Fragen interessanten Formen selbst in den großen Herbarien von Kew u. f. w. so wenige Blüthen vorhanden sind, daß eine Zergliederung derselben, ohne welche natürlich eine genaue Einsicht nicht zu gewinnen ist, entweder gar nicht oder höchstens an einer einzelnen Blüthe gestattet werden kann, so daß man doch sehr oft auf Abbildungen und

Beschreibungen angewiesen bleibt, welche weniger für die morphologische Beurtheilung als für die systematische Unterscheidung bestimmt waren.

Noch weit schwieriger aber als die Erlangung des Einblicks in die fertige Blüthe ist es zur Zeit auf diesem Gebiete entwicklungsgeschichtliche Studien zu machen, da eine vollständige Reihe von Zuständen seit der Blüthenanlage sich bei tropischen Orchideen nur in den seltensten Fällen beschaffen läßt, oft nur einzelne Stadien zu Gebote stehen und meistens ganz junge Knospen gar nicht zu haben sind, da man nicht aufs Ungewisse die werthvollen Pflanzen zer schneiden kann, die eben hervortretende Inflorescenz aber meist schon zu weit vorgeschritten ist. Es ergibt sich daraus sehr häufig eine bedauerliche Unsicherheit in der morphologischen Deutung. Da jedoch oft wohl nur in den Tropen selbst sich eine für eine erschöpfende Untersuchung ausreichende Menge junger Inflorescenzen darbieten wird, so habe ich trotzdem versucht der gestellten Aufgabe so weit gerecht zu werden, als es das vorhandene Material gestattete — es können so auch in den ungünstigeren Fällen wenigstens die Fragen schon jetzt bestimmter gestellt werden, auf welche spätere, mit reicheren Hilfsmitteln versehene Forscher ihre Aufmerksamkeit zu richten haben werden.

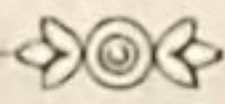
Ehe ich zur Darstellung selbst übergehe, habe ich noch die angenehme Pflicht, denen zu danken, welche mich mit Untersuchungsmaterial freundlichst unterstützt haben. Ich habe hier vor Allem zu nennen Herrn Hofgartendirector Pfister in Karlsruhe, welcher mir aus den reichen Orchideenhäusern des Hofgartens Seiner Königlichen Hoheit des Großherzogs mit größter Liberalität alles irgend Abgebbare zu senden nicht müde geworden ist, ferner die Directionen der botanischen Gärten in Berlin und Leipzig, Herrn Gartendirector Gaerdt in Moabit und Herrn Obergärtner Kramer in Flotbeck. Besonderen Dank schulde ich ferner Herrn Professor Dr. Reichen-

bach einmal für frische Inflorescenzen, zweitens aber auch für die Bestimmung einer Anzahl schwierigerer Formen, sowie Herrn Maxwell T. Masters für Mittheilung abnormer Orchideenblüthen; trockenes Material erhielt ich von der Direction des Königl. Herbars in Berlin, außerdem hatte ich durch das freundliche Entgegenkommen der Herren Thifelton Dyer, Oliver und N. E. Brown Gelegenheit bei einem längeren Aufenthalt in Kew Vieles lebend oder getrocknet zu untersuchen. Besonders nützlich waren mir endlich auch die im Herbarium von Lindley befindlichen Originalzeichnungen desselben, sowie die im British Museum aufbewahrten, künstlerisch vollendeten und auch sonst zuverlässigen Bilder erdbewohnender Orchideen, welche F. Bauer während seines Aufenthalts in Australien nach frischen Exemplaren gemalt hat, und haben mich die Herren Carruthers und Ridley bei der Benützung dieser Zeichnungen in freundlichster Weise unterstützt. Allen Genannten spreche ich hiermit meinen verbindlichsten Dank aus.

Das Verständniß der Orchideenblüthe hängt vor Allem davon ab, daß man die zur Blüthenaxe gehörigen Theile einerseits und die darauf inserirten Blattorgane andererseits möglichst scharf scheidet. Es sollen daher hier zunächst besprochen werden die Betheiligung der Axe an der Bildung des unterständigen Fruchtknotens, dessen Bau und eigenthümliche Drehungsercheinungen. Wir werden dann die nach der Seite der Lippe stattfindenden Axenausbreitungen in ihren Beziehungen zu dem sogenannten Säulenfuß, den Spornbildungen und dem Hypochilium zu behandeln haben, woran sich die Formbildung der Lippe selbst, der ihr benachbarten Staminodien, sowie der sonstigen Perigonblätter ungezwungen anschließen wird. Es soll dann weiter der Nachweis geführt werden, daß die Säule der Orchideen wesentlich eine Axenbildung ist, woran sich die Darstellung der mit der letzteren verbundenen Staminodien und Staubblätter, des Rostellums und der Narbenfläche anzureihen hätte.

Zwei weitere Abschnitte bleiben endlich dem Dimorphismus bei den Blüthen der Orchideen und systematischen Schlußfolgerungen zu widmen.

Die beigelegten Holzschnitte sind größtentheils Darstellungen nach der Natur, einige wenige nur sind copirt. Herr Dr. M. Möbius hatte die Güte dieselben auf Holz zu zeichnen und hat mich dadurch zu großem Dank verpflichtet, ebenso Herr Dr. R. Engelmann, indem er freundlichst gestattete, daß die ursprünglich für meine Bearbeitung der Orchideen in dem demnächst erscheinenden Sammelwerk hergestellten Figuren schon vorher für diese morphologischen Studien benutzt würden.



I. Der unterständige Fruchtknoten.

Daß wir den unterständigen einfächerigen Fruchtknoten der Orchideen zu betrachten haben als einen hohlen Blüthenstiel, an dessen Innenfläche die Ränder der drei Carpelle als samentragende Placenten herablaufen, scheint mir nicht zweifelhaft. Die von Van Tieghem¹⁾ in sehr einseitiger Weise aus dem Gefäßbündelverlauf abgeleitete Ansicht, daß hier lediglich drei mit ihren Rändern verwachsene Carpelle vorhanden seien, halte ich für gänzlich verfehlt und erachte es um so weniger für angezeigt hier näher darauf einzugehen, als Eichler²⁾ diese Annahme bereits genügend widerlegt hat. Der von Magnus³⁾ auf Grund einer Monstrosität aufgestellten Deutung, daß bei den Orchideen die Perigonblätter dem unterständigen Fruchtknoten angewachsen seien, kann ich ebenfalls nicht beitreten, da die

¹⁾ Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. Mémoire. présentés par divers savants à l'Académie des sciences. Tome 21. Paris 1875, S. 1.

²⁾ Blüthendiagramme. 1875 I., S. 49.

³⁾ Ueber zwei monstrosen Orchideenblüthen. Sitzungsber. d. botan. Vereins d. Prov. Brandenburg. Bd. 21, 1879, S. 40.

Entwicklungsgeschichte dem widerspricht und da ferner der beobachtete Fall eines weit am Fruchtknoten herabgerückten, in seiner Achsel eine Blüthe tragenden Sepalums sich viel einfacher dadurch erklären läßt, daß die Streckung der hohlen Axe, welche sonst unterhalb der Ansatzfläche aller Sepalen stattzufinden pflegt, diesmal auch in einer Querscheibe zwischen der Infertion des abgerückten Sepalums und derjenigen der übrigen Blütenblätter sich vollzog. Gerade in der von Magnus als für einfache hohle Axen ohne solche Anwachsungen typisch genannten Gruppe der Rosaceen und Pomaceen kommen solche abgerückte, oft laubblattartig gewordene Kelchblätter auf der Seitenfläche des Axenbechers gar nicht selten vor. Die Bildung von normalen Seiten sprossen auf dem unterständigen, mit rudimentären Blättern bedeckten Fruchtknoten ist eine häufige Er-

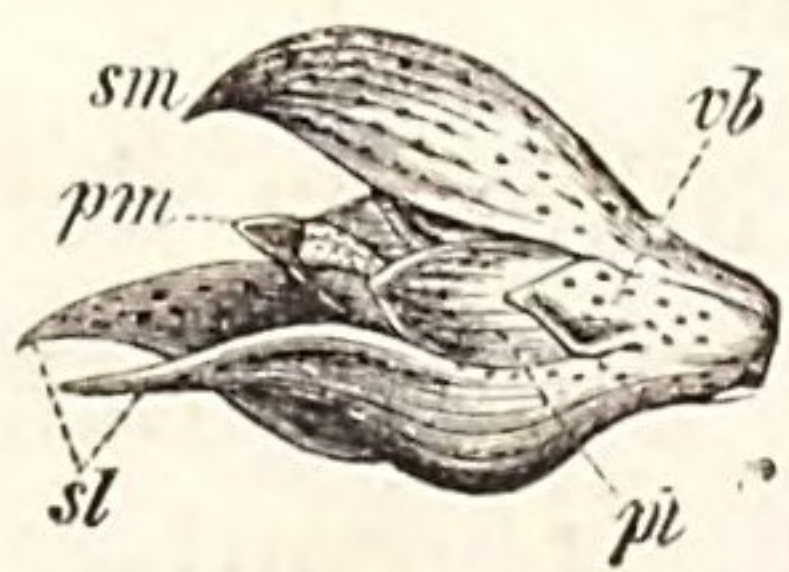


Fig. 1. *Bolbophyllum bracteolatum* Ldl. vb Vorblatt, sm mittleres, sl seitliche Sepalen, pl seitliche, pm mittleres Petalum (Lippe).

scheinung bei *Opuntia* und wird endlich zum normalen Fall bei der Umbellifere *Petagnia* Guss.¹⁾, ohne daß man darum Anwachsungen anzunehmen brauchte. Es haben eben, wie *Opuntia* deutlich zeigt, nicht bloß solide, sondern ebenfогut hohle Axen die Fähigkeit, auf ihrer Außenfläche Blattorgane und in deren Achseln Sprosse zu entwickeln. Unter den Orchideen zeigt ein an *Petagnia* erinnerndes Verhalten *Bolbophyllum bracteolatum* Ldl.²⁾, bei welchem auf dem unterständigen Fruchtknoten nahe an dessen oberem Rande rechts und links regelmäßig sich je ein als Vorblatt zu deutendes Blättchen vorfindet. Ähnliches hat A. Braun³⁾ von einer Varietät der gewöhnlichen Stachelbeere beschrieben. Nach der Vorstellung von Magnus müßten bei dem genannten *Bolbophyllum* der hohlen Axe zuerst die Perigonblätter und diesen

¹⁾ Vergl. Baillon, Histoire des plantes. Tome VII., S. 180.

²⁾ Edwards, Botan. Register. 1838, T. 57, Fig. 1, 2.

³⁾ Vgl. Eichler, Blüthendiagramme II. S. 432, Fig. 176 c.

dann wieder die Vorblätter angewachsen fein. Es ist übrigens das von Eichler¹⁾ bei den Orchideen ganz in Abrede gestellte Vorkommen von Vorblättern in der That sehr selten — sie sind ferner noch bei *B. bisetum* Ldl. schwächlich ausgebildet vorhanden.

Es bliebe ferner zu erwähnen die von Lindley²⁾ vertheidigte Auffassung, daß die Orchideen nicht drei, sondern sechs Fruchtblätter besitzen, von welchen nur die Hälfte Placenten trüge. Diese Annahme steht einmal im Widerspruch mit der Entwicklungsgeschichte — außerdem hat schon Eichler³⁾ mit Recht darauf hingewiesen, daß danach die Placenten gegen alle Regeln nicht auf den Rändern, sondern auf der Mittelrippe der fruchtbaren, nach Lindley epipetalen Carpelle sitzen würden. Auch die oft sehr deutliche Dreizahl der Narben (*Cypripedium* L., *Cattleya* Ldl.) spricht gegen Lindley's Deutung.

Dieselbe wurde wesentlich veranlaßt dadurch, daß die Früchte der Orchideen sich bekanntlich meistens mit sechs zu drei und drei



Fig. 2. Aufspringende Frucht von *Miltonia* sp.

ungleichen Klappen öffnen. Die drei schmälern, welche keine Samen tragen und ihrer Lage nach den Mittellinien der Fruchtblätter entsprechen, bleiben unten durch den Fruchtsiel, oben durch die vertrocknete Säule verbunden; die breiteren, welche sich abwärts fortschreitend loslösen, ohne jedoch abzufallen, tragen auf ihrer Mitte die Placenten. Es kann dies aber in keiner Weise die Existenz von sechs Carpellen beweisen, um so weniger, als bei den Rhœadinen, wie schon Eichler³⁾ betonte, eine ganz ähnliche Differenzirung der Carpelle in sterile und fertile

Klappen vorkommt. Besonders deutlich ist die Analogie mit der Gattung *Argemone* L., wo die schmalen Leisten ebenfalls oben verbunden bleiben, während sich die breiten Klappen zurück-

¹⁾ Blüthendiagramme. I., S. 179.

²⁾ Vegetable Kingdom. 3 Edit., 1853, S. 174.

³⁾ a. a. O. S. 186.

schlagen¹⁾). Jedoch besteht allerdings die für die Deutung unwesentliche Differenz, daß hier diese letzteren steril sind, während die verbundenen schmalen Leisten den Carpellrändern entsprechen und demgemäß die Samen tragen.

Die von Payer²⁾ bei *Calanthe veratrifolia* R. Br. verfolgte Entwicklungsgeschichte der Blüte läßt eine andere Deutung als die im Eingang dieses Abschnitts gegebene kaum zu. Die Axe wird früh flach becherförmig — an der inneren Böschung erscheinen die drei Carpellen als abwärts concave, bogige Wülste. Erst durch eine spät erfolgende nachträgliche Streckung der unteren Hälfte des flachen Bechers, in welcher nur die herablaufenden Spitzen jener Wülste enthalten sind, kommen die langgezogenen Placenten des fertigen Fruchtknotens zu Stande. Dieselben sind tief zweitheilig, entsprechend ihrer Zusammensetzung aus zwei benachbarten Carpellrändern. Was ich von ganz jungen Stadien der Orchideenblüte gesehen habe, stimmt mit Payer's Darstellung in allem Wesentlichen überein.

Bisher sind die Verhältnisse des Fruchtknotens fast nur an der reifen Frucht und auch da sehr lückenhaft untersucht worden³⁾ — wir wollen hier zunächst in Betracht ziehen, wie derselbe zur Blütezeit gestaltet ist.

Die einfachsten Verhältnisse zeigt der Fruchtknoten im Querschnitt einmal bei *Vanilla planifolia* Andr.⁴⁾, wo er dickwandig ohne alle hervortretenden Leisten entwickelt ist, dann aber auch bei manchen Neottieen, z. B. *Neottia nidus avis* L., *Stenorrhynchus speciosus* Rchb. Die Fruchtknotenwandung ist hier sehr dünn, der von auswärts convexen Flächen begrenzte dreieckige Hohlraum weit; nur auf den Medianen der Carpelle sind

¹⁾ Baillon, Histoire des plantes. T. III., S. 127.

²⁾ Organogénie de la fleur. S. 665, Taf. 142.

³⁾ Prillieux in Bullet. d. l. soc. botan. d. France. 1857, S. 803. Beer, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Familie der Orchideen. Wien 1863.

⁴⁾ Berg und Schmidt, Darstellung und Beschreibung der officinellen Gewächse. Bd. I., T. XXIII b, R.

ganz schwache leistenförmige Erhebungen vorhanden. Den selben Bau bei etwas stärkerer Fruchtknotenwandung haben manche *Paphiopedilum*-Arten¹⁾ z. B. *P. insigne*, mit deutlicher abgesetzten Medianleisten, *P. Spicerianum*, bei engerem Hohlraum *Orchis latifolia* L. und andere Ophrydeen.

Es folgt darauf eine Reihe von Orchideen, deren Fruchtknoten durch sechs Furchen sechs gleiche, nach außen convexe Wülste erhält. Dieselben sind bei noch weitem Hohlraum im Querschnitt etwa halbkreisförmig begrenzt bei *Eria flava* Ldl. — einen bogigen, etwa einem Kreisdrittel entsprechenden Contour bei tief eindringenden engen und parallelwandig begrenzten Furchen finden wir bei *Lycaste macrophylla* Ldl., *L. macrobulbon* Rchb. f., *L. aromatica* Ldl.

Viel häufiger ist der Fall, daß die durch die Furchen getrennten Leisten nur zu je dreien einander gleich sind. So zeigt der Fruchtknotenquerschnitt von *Maxillaria luteo-alba* Ldl., *M. abbreviata* Rchb. f. bei nach außen fast regelmäßig kreisförmiger Begrenzung ebenfalls sechs tief eindringende, parallelwandige Furchen, aber die «Medianleisten» d. h. diejenigen, welche den Mittellinien der Carpelle entsprechen, sind deutlich breiter als die dazwischen liegenden innen die Samenknospen tragenden «Placentarleisten». Das umgekehrte Verhältniß bietet bei etwas mehr bogiger Begrenzung der Leisten nach außen *Laelia albida* Bat. Bei *Cattleya Harrisoniana* Bat., *C. guttata* Ldl. sind bei sonst analoger Structur die Placentarleisten etwa dreimal so breit als die dazwischen liegenden — ebenso verhält sich im Wesentlichen *Restrepia ophiocephala* Rchb. f. Während aber die

¹⁾ Unter diesem Namen fasse ich, wie an anderer Stelle näher begründet werden soll, die *Selenipedia acaulia coriifolia* Reichenbachs (*Xenia orchidacea* I., S. 3) zusammen, ausgezeichnet durch duplicative, nicht faltige Laubblätter und zwischen dreifährigem und einjährigem Fruchtknoten schwankendes Germen. Zu *Selenipedium* rechne ich die typischen Arten *S. Chica* Rchb. f. und *S. palmifolium* Rchb. f. mit fast apocarp aussehendem Fruchtknoten und eigenthümlichen Samen, zu *Cypripedium* die Arten mit convolutiven faltigen Blättern und einjährigem Fruchtknoten, wie *C. Calceolus* L. Ueber die Schreibart *pedilum* vgl. Ascherson, *Flora d. Prov. Brandenburg*. S. 700.

allgemeine Gestalt der Leisten, abgesehen von ihrer Breite, in den bisher erwähnten Beispielen leidlich gleich ist, tritt bei den meisten Orchideen noch eine bedeutende Formdifferenz hinzu. Dieselbe kommt vielfach dadurch zu Stande, daß die Furchen nicht in der Richtung des Radius auf den Mittelpunkt des Fruchtknotenquerschnitts hin verlaufen, sondern zu je zwei parallel sind. So entstehen z. B. bei *Angrecum eburneum* Thou. drei nach außen schwach bogig, seitlich parallel begrenzte Placentarleisten, zwischen denen viel breitere Stücke von der Gestalt eines Trapezes mit nach außen gerundeter, stark gekrümmter breiterer Grundfläche liegen. Einigermassen analog verhalten sich *Sobralia macrantha* Ldl., *Houlletia Brocklehurstiana* Ldl. und bei besonders schmalen Medianleisten *Laelia cinabarina* Bat.

Denken wir uns dann die Placentarleisten von gegen einander concav gekrümmten Flächen begrenzt, so bleiben zwischen ihnen im Querschnitt beilförmig gestaltete Stücke übrig, die oft mit sehr schmaler Ansatzfläche sich anfügen. So schon bei *Dendrobium luteolum* Bat., noch entschiedener mit breiten im Querschnitt nach außen fast kreisförmig begrenzten Placentarleisten bei *Epidendrum ciliare* L., *Gongora galeata* Rchb. f., *Cælogyne elata* Ldl., *Paphinia rugosa* Rchb. f. β *Sanderiana*. Ganz eigenthümlich ist diese Grundform ausgebildet bei *Angrecum sesquipedale* Thou., wo die schmalen Ränder der nach außen nahezu eben abschließenden beilförmigen Medianleisten weit über die Placentarleisten frei vorragen und zierlich wellig hin und her gebogen sind.

Wieder eine andere Form entsteht, wenn die seitliche Begrenzung der Placentarleisten S-förmig wird, wie bei *Dendrobium fimbriatum* Hook., *Bletilla hyacinthina* Rchb. f., *Odontoglossum pulchellum* Bat., *O. Dormanianum* Rchb. f. u. A.

Vielfach divergiren auch die im Fruchtknotenquerschnitt die Placentarleisten begrenzenden Furchen nach innen, so daß

sie zusammen ungefähr die Spitzen eines gleichseitigen Dreiecks darstellen, dessen Flächenmitten die ganz breiten Medianleisten aufliegen. So bei wenig gekrümmten Furchen bei *Fieldia undulata* Rchb. f., *Zygopetalum Mackaii* Hook., bei nach innen concaver Biegung derselben bei *Epidendrum variegatum* Hook. Ähnliche äußerst breite Medianleisten bei ganz schmalen, seitlich convex begrenzten und nach außen zu einer scharfen Schneide verdünnten Placentarleisten haben *Epidendrum cochleatum* L., *Cælogyne flaccida* Ldl.

Bei ähnlichen Placentarleisten besitzen weiter *Vanda concolor* Bl., *V. tricolor* Rchb. f., *Cælogyne speciosa* Ldl. ganz eigenthümlich geformte Medianleisten, die im Querschnitt nach außen scharf spitzwinkelig zulaufen, und bei den beiden zuletzt genannten Arten noch rechts und links eine ähnliche, der Parietalleiste anliegende (*Cælogyne speciosa*) oder schließlich bogig nach außen gekrümmte Seitenleiste, so daß der Querschnitt der Medianleiste die Gestalt einer Speerspitze erhält.

Eine ganz eigenartige Querschnittsform erhalten ferner die Fruchtknoten von *Sophranitis militaris* Rchb. f., *Cattleya chocoensis* Rchb. f., *C. labiata* Ldl. dadurch, daß die Medianleisten auf ganz kleine, niedrige Wülste reducirt sind, welche, im Grunde der radial gerichteten Furche liegend, durch die sehr großen Placentarleisten von einander getrennt werden. Dementsprechend zeigt der Fruchtknoten hier außen nur drei Furchen, welche erst weit innen sich gabeln und so die kleinen, den Medianleisten entsprechenden Wülste umfassen. Völlig verschwunden sind die letzteren bei sonst gleichem Bau bei *Thunia Bensoniae* Rchb. f.

Wenn die bisher mitgetheilten Variationen der Gestalt des Fruchtknotenquerschnitts nur die große Mannigfaltigkeit desselben illustriren, so können die jetzt zu beschreibenden Bildungen insofern ein größeres Interesse beanspruchen, als bei ihnen die mediane Symmetrie der ganzen Blüthe sich auch in der Form

des Fruchtknotens sehr deutlich zeigt. Einigermassen ist dies schon der Fall bei *Colax jugosus* Ldl. Die Placentarleisten stellen hier im Querschnitt ein gleichseitiges Dreieck mit concaven Seiten und in Folge dessen sehr schmalen Ecken dar; von den



Fig. 3. *Trichopilia fragrans*
Rchb. f. Fruchtknotenquer-
schnitt.

breiten, mit schmaler Basis ansetzenden Medianleisten ist aber diejenige, welche dem unpaaren Sepalum entspricht, viel stärker entwickelt als die beiden andern, so daß der Fruchtknotenquerschnitt nur durch die Medianebene der Blüthe in zwei gleiche Hälften getheilt wird. Viel deutlicher ist der median zygomorphe Bau bei *Trichopilia albida* Wendl. und namentlich bei *T. fragrans* Rchb. f., wo aber die Placentarleisten die stärker entwickelten und ungleich gestalteten sind, während die kleinen Medianleisten nur geringe Differenzen in Form und GröÙe zeigen. Eine schwache mediane Symmetrie ist auch in den Fruchtknoten von *Vanilla planifolia* Andr., *Epidendrum ciliare* L. (vgl. Fig. 4) und vielen andern Formen vorhanden. So bildet z. B. bei *Sobralia macrantha* Ldl. der Querschnittsumriß ein gleichschenkliges Dreieck mit der breitesten Seite nach der Lippe hin; bei *Bolbophyllum Lobbii* Ldl. sind die dieser zugewandten drei Leisten kleiner als die übrigen u. f. w.

Die Fruchtknotenleisten der Orchideen können natürlich nicht als Wucherungen der Carpelle aufgefaßt werden, da diese letzteren sich ganz im Innern der hohlen Axe befinden. Außerdem kommen ähnliche Bildungen bisweilen auch auf dem Blütenstiel noch abwärts vom unteren Ende der Fruchtknoten-
höhle vor — so hat der Querschnitt des Blütenstiels von *Vanda tricolor* die Gestalt eines soliden sechsstrahligen Sterns mit bogigen Buchten und scharfen Ecken. Wir müssen vielmehr alle diese Leisten als Wucherungen der Axe betrachten, völlig analog denen, welche seit langer Zeit an dem ebenfalls unterständigen Fruchtknoten der Umbelliferen bekannt sind. Wie hier die Mittellinien der beiden Carpellen sich zu den beiden

juga dorsalia, die Commiffuralstellen zu den sich später spaltenden zwei juga commissuralia entwickeln, so erhalten wir bei den drei Carpelle besitzenden Orchideen drei Median- und drei Commiffuralleisten, zwischen denen dann bei *Cælogyne* und *Vanda* noch weitere, den «juga intermedia» der Umbelliferen entsprechende Wülste hinzukommen, die dann natürlich in Sechszahl auftreten. Wo die sämmtlichen Leistenbildungen bei der Fruchtreife flügelartig dünn sich ausbilden, wie es z. B. bei *Cælia Baueriana* Ldl.¹⁾ geschieht, ist die Aehnlichkeit mit manchen Umbelliferenfrüchten ganz augenfällig, ebenso an den mit flügelartigen, rechts und links von einem erhabenen Wulst begleiteten Placentarleisten versehenen Früchten von *Epidendrum pygmæum* Hook.

In wieweit diesen Leistenbildungen bei den Orchideen der hohe Werth für die Anordnung der Gattungen zukommt, welcher den Jochen bei den Umbelliferen beigelegt wird, soll an anderer Stelle erörtert werden.

Es bliebe jetzt noch zu besprechen der innere Bau des Fruchtknotens. Bekanntlich ist derselbe in der Regel einfächerig mit sechs den Carpellrändern entsprechenden, bald fast freien, bald paarweise weit verbundenen Placenten. Die Fruchtknoten-
höhlung ist dabei theils sehr weit, so daß die letzteren sich nicht entfernt berühren (*Stenorrhynchus* und andere Neottieen, *Paphiopedilum*), bald, und dies ist der häufigste Fall, bleiben nur geringe Hohlräume übrig, bald erfüllen endlich zur Blüthezeit die Placenten und die von ihnen ausgehenden samenknotenbildenden Sprossungen den Hohlraum so vollständig, daß auf den ersten Blick Alles solid erscheint, wie ich dies bei *Bletilla hyacinthina* Rchb. f., *Dendrobium luteolum* Bat., *D. fimbriatum* Hook., *D. Wardianum* Rchb. f. gefunden habe. Bei den Dendrobien wird der Hohlraum namentlich noch durch zwischen den schmalen

¹⁾ F. Bauer, The genera and species of orchideous plants illustrated by drawings etc. 1830 folio. Genera t. 3.

Placenten liegende halbkreisförmige Hervorragungen verengert, welche den Medianleisten gegenüber stehen.

Andrerseits berühren sich bisweilen die paarweise verwachsenen Placenten in der Mittellinie des Fruchtknotens so sehr, daß derselbe zur Blüthezeit vollständig dreifächerig erscheint, wie dies Van Tieghem¹⁾ von *Phalænopsis amabilis* Bl. abgebildet hat. Ich kann diese Angabe bestätigen und fand daselbe bei *Sophronitis militaris* Rchb. f. Im ersteren Falle löst sich die Verbindung später wieder, so daß die Frucht einfächerig ist; *Sophronitis*-Früchte waren mir nicht zugänglich.

Große Variationen kommen ferner vor bei den Cypripedileen. Schon Magnus²⁾ machte darauf aufmerksam, daß der Fruchtknoten von *Paphiopedilum barbatum*, *P. venustum* und *P. iusigne* am Grunde sowohl, wie an dem halsartig verschmälerten samenknospenlosen Obertheil dreifächerig, im übrigen aber einfächerig ist. Vollständig und dauernd dreifächerig ist derselbe bei *P. longifolium* und dem hybriden *P. Sedeni* (*P. longifolium Schlimii*). Bei letzteren fand Magnus einen schmalen Kanal zwischen den Placenten in der Fruchtknotenmitte. Daselbe zeigt Reichenbach's³⁾ Abbildung des Fruchtknotenquerschnitts von *Selenipedilum Chica* Rchb. f., welcher, wenn man diesen Ausdruck auf unterständige Fruchtknoten übertragen dürfte, fast apocarp dreitheilig genannt werden könnte, indem die drei Fächer nur mit ihrer Innenkante zusammenhängen, wobei zwischen ihnen noch ganz niedere, in tiefen Furchen liegende Zwischenleisten erscheinen.

Ueber die Schleuderhaare, welche bekanntlich beim Ausstreuen der feinen Samen der Orchideen eine ähnliche Rolle spielen, wie die Elateren der Lebermooskapseln, kann ich auf

¹⁾ a. a. O. Fig. 208.

²⁾ Ueber den eigenthümlichen Bau des Fruchtknotens einiger Cypripedien. Sitzungsber. d. botan. Vereins d. Prov. Brandenburg Bd. XXI, 1879, S. 7. Vgl. auch ebend. Bd. XXII. 1880, S. 101.

³⁾ Xenia orchidacea Bd. I., Taf. 2, Fig. 5.

ältere Mittheilungen verweisen¹⁾ und möchte nur hinzufügen, daß die Schleudern zur Blüthezeit bald bereits entwickelt sind (*Eria flava* Ldl.), bald noch gänzlich fehlen (*Phalænopsis amabilis* Bl.).

Außer dem die Samenknospen umschließenden Hohlraum findet sich bei manchen Orchideen, wie dies in einem Fall schon von Bauer²⁾ abgebildet worden ist, im Fruchtknoten noch eine zweite, als Nectarium dienende Höhlung. Durch-

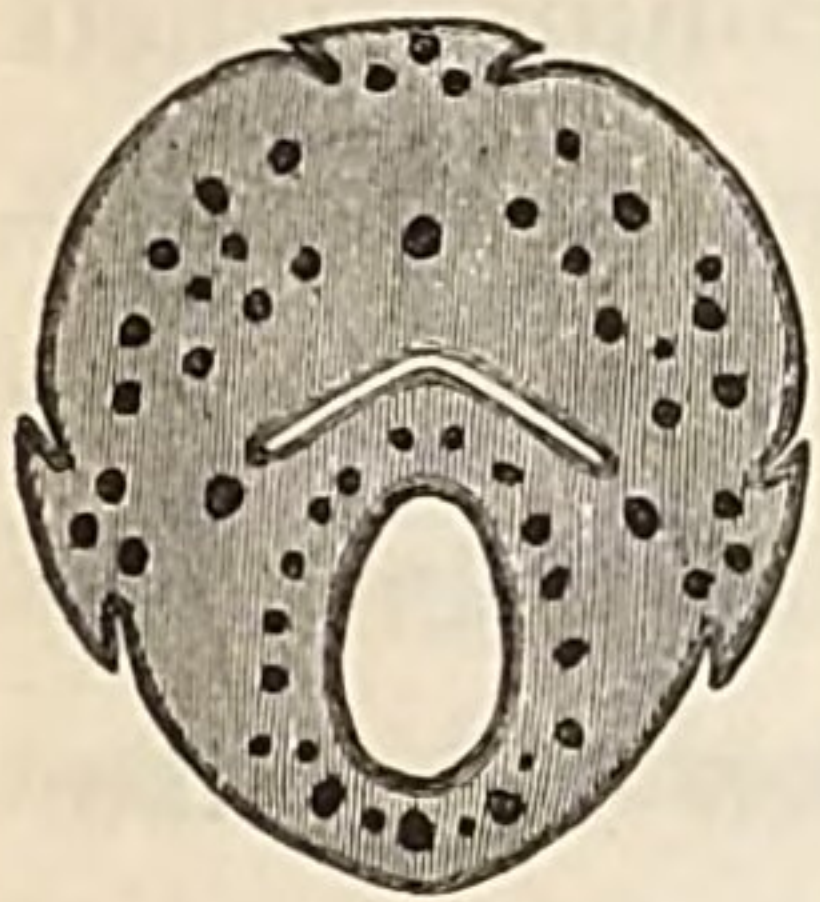


Fig. 4. *Epidendrum ciliare*
L. Fruchtknotenquer-
schnitt.

schneidet man z. B. den Fruchtknoten von *Epidendrum ciliare* L. quer, so erscheinen zwei Lücken über einander. Die bei der definitiven Stellung der Blüthe obere, dem Mediansepalum zugewandte ist breit und eng, in der Mitte dachartig gebrochen — sie entspricht dem Narbenkanal, der Fortsetzung der Fruchtknotenöhlung nach oben.

Die der Lippe zugewandte, eiförmig begrenzte Lücke dagegen ist der Querschnitt eines 3 cm weit in den im Ganzen 5 cm langen Fruchtknoten sich herabziehenden, über der Lippe mündenden «Axensporn», welcher mit süßer Flüssigkeit erfüllt ist. Aehnliche Bildungen fand ich sonst noch bei *Cattleya labiata* Ldl., *C. Harrisoniana* Bat., *C. Lindleyana* Hook., *Laelia cinnabarina* Bat., *L. violacea* Rchb. f. Bei *Cattleya citrina* Ldl. ist eine besonders weite, trichterförmige Mündung des Sporns vorhanden, bei *Leptotes bicolor* Ldl., *Sophronitis violacea* Ldl. fand ich den letzteren besonders kurz und weit, im Ganzen ellipsoidisch nicht röhrenartig entwickelt (vgl. Fig. 64). Eine ähnliche Bildung hat Reichenbach³⁾ bei *Saundersia mirabilis* Rchb. f. gefunden; auch erwähnt derselbe eine verwandte «innere Spornhöhlung»

¹⁾ Blume, Rumphia. T. 197, 200, S. 44, 46, 47, 51. Beer, Ueber das Vorkommen eines Schleuderorgans in den Früchten verschiedener Orchideen. Sitzungsber. d. Wien. Acad. Math.-nat. Cl. Bd. 24, S. 23, 1857. Pfitzer, Morphol. d. Orchideen. S. 28, 63, 78, 80, 92, 96, 100, 104, 121, 132.

²⁾ a. a. O. T. 10.

³⁾ Xenia II.t. T. 7, F. 16, 20.

bei *Broughtonia sanguinea* R. Br.¹⁾). Eine Besonderheit zeigt endlich noch *Sobralia macrantha* Ldl., wo der flache Axensporn sich abwärts in zwei kurze Zweige gabelt, welche ungefähr vor den paarigen Sepalen stehen.

Was die morphologische Natur dieser «Axensporne» betrifft, so kann zunächst nicht zweifelhaft sein, daß dieselben, soweit sie innerhalb des unterständigen Fruchtknotens verlaufen, ausschließlich von der Blütenaxe begrenzt werden, da ja die Carpellränder in der anderen, flachen Röhre sich hinabziehen. Obwohl ich keine Gelegenheit gehabt habe die Entwicklungsgeschichte des Axensporns zu untersuchen, so scheint es mir doch klar, daß hier in der noch flachen Blütenanlage eine eng begrenzte Stelle zwischen der jungen Lippe und den Carpellanlagen im Längenwachsthum zurückgeblieben sein muß, während die Hauptstreckung des unterständigen Fruchtknotens erfolgte. Indem sowohl die von den Carpellanlagen umgebene Stelle als die eben bezeichnete sich nicht stark verlängerten, blieben sie auf dem Boden der entstehenden Höhlung zurück und wurden durch eine Gewebeplatte getrennt, die anfangs nur als niederes Band zwischen ihnen lag, sich dann aber ebenso stark wie die Fruchtknotenwandung in die Länge streckte. So entstanden zwei röhrenartige Höhlungen — wenn dabei eine derselben weniger tief hinabreicht, so ist eben nur in einem späteren Stadium das Zurückbleiben im Längenwachsthum erfolgt, oder aber es hat noch nachträglich eine intercalare Streckung unterhalb des Grundes der kürzeren Höhlung stattgefunden.

Einigermassen analog ist wohl die bei *Pelargonium* vorkommende Bildung, welche Eichler²⁾ als einen dem Blütenstiel angewachsenen Hohlsporn bezeichnet mit dem Bemerken, daß diese Vorstellungsweise vielfach infofern bemängelt werde, als Andere vielmehr eine Vertiefung des Receptaculum an-

¹⁾ Xenia II. S. 181.

²⁾ Blüthendiagramme. II., S. 291.

nähmen — es komme dies indeffen wohl auf eines heraus. In letzterer Beziehung kann ich Eichler nicht ganz beistimmen — nach Payer's¹⁾ Abbildungen von *P. inquinans* verdankt vielmehr der Sporn auch hier seine Entstehung dem Umstand, daß eine eng begrenzte Stelle der Blütenaxe unmittelbar innerhalb des unpaaren Sepalums bei der letzten Streckung der ersteren nicht mitwächst und so zuerst zu einer flachen Grube, später zu einem langen engen Hohlraum wird. Da nach Payer's Figur 22 diese Grube ganz im Receptaculum, unterhalb der Ansatzstellen der Sepalen, liegt, so muß ich auch den Sporn von *Pelargonium* als eine ringsum von der Blütenaxe umgebene Höhlung betrachten, die von derjenigen bei *Epidendrum ciliare* nur dadurch sich unterscheidet, daß der Blütenstiel im ersteren Falle nicht noch eine zweite, die Samenknospen umschließende Höhlung besitzt. Payer faßt die Sache so auf, als werde nur die Innenwand des Sporns von der Axe, seine Außenwand vom unpaaren Sepalum gebildet, was mir dem Sachverhalt nicht zu entsprechen scheint. Vielleicht läßt sich zum Vergleich noch heranziehen der am Rande die Kelch- und Kronblätter tragende Axenbecher der Passifloraceen, in dessen Mitte sich die Axe als eine weiter nach oben die Staub- und Fruchtblätter tragende Säule fortsetzt. Hier ist nur nicht bloß eine eng und nahezu kreisförmig begrenzte Stelle im Längenwachsthum zurückgeblieben, sondern ein ganzer Ring zwischen den Anlagen der Kron- und Staubblätter, der dann bei *Passiflora* zu einer flachen, ringsum von der Axe begrenzten Höhlung, bei *Tacsonia* zu einem hohlcyllindrischen Rohr wird. Denken wir uns eine derartige Bildung nicht ringsum, sondern nur vor einem einzigen Blütenblatt entstehend, so erhalten wir den Fall von *Pelargonium* und bei gleichzeitig unterständigem Fruchtknoten den von *Epidendrum*. Wäre die lange Axenröhre von *Tacsonia* durch

¹⁾ a. a. O. Pl. 13, F. 22—25, S. 59.

fünf Längsfcheidewände gefächert, so wären eben fünf Axensporne vorhanden.

Reichenbach faßt bei *Saundersia* die Sache ähnlich auf wie Eichler bei *Pelargonium*, da er von einem «calcar optime adnato» spricht. Ganz unzulässig ist die in der Gattungsdiagnose von Bentham¹⁾ gegebene Deutung: Perianthium supra ovarium productum in cavum oblique subglobosum, infra sepala clausum. Mit dem Perigon hat die ganze Bildung nichts zu thun.

Schließlich mögen einige Bemerkungen über den Gefäßbündelverlauf im Fruchtknoten der Orchideen hier Platz finden. Es wurde dieser Gegenstand zuerst von R. Brown²⁾, dann von Darwin³⁾ in Betracht gezogen, welche darauf Schlüsse über das Diagramm der Blüte gründeten, und gingen die Genannten von der Annahme aus, daß im Fruchtknoten stets 6 Bündel vorhanden seien. Van Tieghem⁴⁾ nennt als diesem Typus zugehörig *Paphiopedilum insigne*; er fügt als zweiten hinzu die schon am Grunde des Ovars stattfindende Abtrennung von drei zarten Bündeln für die Placenten, so daß der Querschnitt 6 in einen Kreis gestellte kräftige Bündel und drei innere, sehr zarte zeigt (*Dendrobium*, *Pierardi* Roxb., *Angrecum eburneum* Ldl., *Epidendrum cochleatum* L.). Eine dritte Modification besteht dann darin, daß in den drei Lappen des Fruchtknotens, welche den Carpellmedianen entsprechen, je zwei starke Bündel hinter einander stehen, während gleichzeitig auch die drei zarten für die Placenten und die 3 kräftigen für die dahinterstehenden Lappen des Fruchtknotenquerschnitts vorhanden sind (*Phajus Wallichii* Ldl. Fig. 193). Zwölf Bündel, je zwei hintereinander stehend und nicht viel an Umfang verschieden, hat *Cypripedium*

¹⁾ Bentham v. Hooker, *Genera plantarum*. T. III., S. 561.

²⁾ *Transactions of the Linnean Society*. T. XVI. London 1830. S. 696.

³⁾ *On the fertilisation of Orchids by insects*. 1862, S. 295.

⁴⁾ a. a. O. S. 86, 140, T. VII., F. 190—219.

Calceolus L. (Fig. 214). Endlich bei *Phalænopsis amabilis* Bl. enthält jede Placenta zwei zarte Bündel, jede «Placentarleiste» ein, jede Medianleiste drei stärkere Bündel. Noch etwas complicirtere Verhältnisse, nämlich 2 zarte und 3 größere Bündel für jede Placentarleiste und 4 kräftige für jede Medianleiste, soll die mittlere Partie des Fruchtknotens von *Phajus Wallichii* haben, wo demnach eine Theilung der am Grunde einfachen Bündel in Aeste stattfinden müßte, welche sich im oberen Theil des Fruchtknotens wieder vereinigen.

In Wirklichkeit ist die Zahl der vorkommenden Modificationen weit größer und steigert sich die Gefäßbündelzahl schließlich so, daß die normale Structur des monokotylen Stamms mit sehr zahlreichen über den ganzen Querschnitt zerstreuten Bündeln erreicht wird, worin man ein weiteres Argument für die Axennatur des unterständigen Fruchtknotens der Orchideen sehen könnte (vgl. Fig. 4). Ich gebe hier nur eine kurze Uebersicht der von mir beobachteten Fälle — die dünnen Bündel, welche stets in den Placenten verlaufen und, entgegen der Angabe von Van Tieghem, auch bei *Paphiopedilum insigne* nicht fehlen, sind nicht mitgerechnet.

I. 1 Bündel in jeder Medianleiste, 1 in jeder Placentarleiste: *Angrecum citratum* Rchb. f., *Comparettia macroplectron* Rchb. f., *Dendrobium fimbriatum* Hook., *D. crepidatum* Ldl., *D. Wardianum* Rchb. f., *Epidendrum cochleatum* L., *Eria flava* Ldl., *Gomezia Barkeri*, *Limatodis rosea* Ldl., *Restrepia ophiocephala* Rchb. f.

II. 1 Bündel in jeder Medianleiste, 3 in einem mit der Spitze einwärts gerichteten Dreieck in jeder Placentarleiste: *Fieldia lissochiloides* Gaud.

III. 1 Bündel in jeder Medianleiste, 5 in einem Tangentialbogen in jeder Placentarleiste: *Sophronitis militaris* Rchb. f.

IV. 2 Bündel hinter einander in jeder Medianleiste, 1 in jeder Placentarleiste: *Bletilla hyacinthina* Rchb. f., *Helcia sanguinolenta* Ldl., *Odontoglossum Dormanianum* Rchb. f., *O. Hallii* Ldl.,

O. pulchellum Bat., *Trichopilia albida* Wendl., *T. fragrans* Rchb. f., *T. tortilis* Ldl.

V. 2 Bündel hinter einander in jeder Medianleiste, 3 in einem mit der Spitze auswärts gewandten Dreieck in jeder Placentarleiste: *Cælogyne elata* Ldl., *C. flaccida* Ldl., *C. speciosa* Ldl.

VI. 2 Bündel hinter einander in jeder Medianleiste, unbestimmt viele zerstreut in jeder Placentarleiste: *Cattleya chocoensis* Rchb. f.

VII. 3 Bündel mit dem unpaaren etwas nach innen sowohl in jeder Median-, als in jeder Placentarleiste: *Xylobium foveatum*.

VIII. 4—5 in eine Gruppe zusammengestellte Bündel in jeder Medianleiste, 3 in einer Tangentialreihe in jeder Placentarleiste: *Zygopetalum Mackaii* Hook.

IX. 5 in mit der Spitze auswärts gewandtem Fünfeck in jeder Medianleiste, 4 in mit der Spitze auswärts gerichtetem Viereck in jeder Placentarleiste: *Epidendrum variegatum* Hook.

X. 5, eins innen, die andern in einer Tangentialreihe in jeder Medianleiste, 4, eins innen, drei in einer Tangentialreihe in jeder Placentarleiste: *Gongora galeata* Rchb. f.

XI. Je ein stärkeres und einwärts davon 4—5 schwächere Bündel in beiderlei Leisten: *Vanda tricolor* Rchb. f.

XII. Noch mehr Bündel in beiderlei Leisten: *Epidendrum ciliare* L., *Maxillaria luteo-alba* Ldl., *Lycaste*.

Die Zahl dieser Modificationen ließe sich jedenfalls noch leicht weiter vermehren — ich habe nur zeigen wollen, daß auf diesem Gebiete eine große Variation vorhanden ist.

Wir wenden uns nun vom Querschnitt des Fruchtknotens zu dessen Gesamtgestalt bei Betrachtung von außen. Es wäre dabei wohl nicht besonders einzugehen auf die unzähligen Uebergänge, welche den ganz kurzen, halbkugel- oder kreiselförmigen unterständigen Fruchtknoten vieler Arten von *Bolbophyllum* Thou., *Megaclinium* Ldl. u. A. verbinden mit den äußerst langgestreckten äquivalenten Gebilden von *Villana* Sw.,

Brassavola R. Br. u. f. w. Wohl aber ist hier noch zu besprechen der als eine discusartige Wucherung am oberen Ende des Fruchtknotens vorkommende Calyculus, auf den sogar eine besondere diagrammatische Deutung der Orchideenblüte im Allgemeinen gegründet worden ist.

Bei *Epistephium* H. B. K. findet sich unterhalb der Infertion der Perigonblätter ein bald deutlich dreizähliger, bald unregelmäßig gelappter flacher Becher vor, der nach dem Abfallen der ersteren auf der heranreifenden Frucht stehen bleibt. Achille Richard¹⁾ hat diesen Calyculus für den äußersten Perigonkreis erklärt, wodurch dann die paarigen Petalen und das Labellum die Bedeutung von Staminodien erhielten. Schon R. Brown²⁾ hat diese Auffassung für unhaltbar erklärt — H. Crüger³⁾ hat dann nachgewiesen, daß der Calyculus von *Epistephium* erst ganz spät, lange Zeit nach der Bildung der Anthere entsteht und zwar erst, «wenn sich die Blume über die Achsel der Bractee erhebt und die Grenze zwischen Ovarium und Blüthen theilen sichtbar wird». Danach können wir also diese Bildung nur als eine den Leisten äquivalente Wucherung der hohlen Blüthenaxe betrachten. Ein ähnlicher Calyculus kommt bei *Lecanorchis* Bl.⁴⁾ in Gestalt eines weiten und flachen, bei *L. javanica* Bl. durch eine leichte Einschnürung vom Fruchtknoten getrennten bis achtzähligen Bechers vor, der auch nach dem Abfallen der Perigonblätter auf dem Fruchtknoten stehen bleibt, und schon von Blume als nur accessorisch betrachtet wird.

Es bleiben schließlich noch zu besprechen die mannigfaltigen Drehungen und Biegungen des Blüthenstiels und Fruchtknotens, durch welche bekanntlich die Stellung der Orchideenblüte oft in späten Knospenstadien sich noch ändert.

¹⁾ Mémoir. d. l. Soc. d'Hist. nat. d. Paris, T. IV., S. 16.

²⁾ a. a. O. S. 698.

³⁾ Organographische Betrachtungen über einige Pflanzen aus dem Bereich der Monocotyledoneae epigynae. Linnæa, Bd. XXII., 1849, S. 498.

⁴⁾ Flora Javæ. I., Taf. 63 1, 66 A.

Zunächst giebt es einige wenige Arten, bei welchen keinerlei nachträgliche Stellungsänderungen eintreten, welche Lage im Raume die Inflorescenz auch einnehmen mag. Es bleibt unter allen Umständen die Lippe nach der Spitze der Blütenstandsaxe gewandt. So verhalten sich *Platyclinis glumacea* Benth., *P. Cobbiana* Benth., *P. filiformis* Benth. und *Angrecum odoratissimum* Rchb. f., wahrscheinlich auch die Gattungen *Oberonia* Ldl., *Prescottia* Ldl., *Arpophyllum* Llav. Lex., *Nigritella* L. u. A.

Bei allen übrigen von mir genauer beobachteten Orchideen wird dagegen die Blüthe durch Biegungen oder Drehungen in eine bestimmte Stellung gebracht, falls sie dieselbe nicht schon von vornherein durch die Lage der Inflorescenz einnimmt.

Daß diese Bewegungen nicht, wie Hofmeister¹⁾ angegeben hatte, durch das Licht, sondern durch die Schwerkraft veranlaßt werden, habe ich 1877 nachgewiesen²⁾ und gleichzeitig auch festgestellt, daß dieselben nicht eine einfache Folge des Uebergewichts der ursprünglich nach oben gerichteten Lippe sind, sondern daß sie vielmehr, wie die geotropischen Wurzelkrümmungen, mit activer Kraft erfolgen. Es läßt sich dies leicht beweisen, wenn man der Lippe gegenüber ein entsprechendes Gegengewicht anbringt, und erwähne ich beispielsweise, daß eine horizontal gestellte Knospe von *Laelia crispa* Rchb. f., welche ohne den Fruchtknoten Alles in Allem $3\frac{1}{2}$ g wog, noch im Stande war durch Drehung des letzteren ihre ursprünglich aufwärts gewandte Lippe nach unten zu stellen, als sie dabei ein dieser gegenüber angebrachtes Eisenstäbchen von 3 g Gewicht heben mußte, bis es von der räumlichen Unterkante der Knospe auf deren räumlicher Oberkante angelangt war.

Denken wir uns der Einfachheit halber zunächst die

¹⁾ Morphologie der Gewächse. S. 626.

²⁾ Ueber die Umdrehung der Orchideenblüthen. Verhandl. d. Naturh.-Medicin. Vereins zu Heidelberg. II. Bd., S. 19.

Blütenstandsaxe vertical gestellt, so lassen sich folgende verschiedene Bewegungsformen unterscheiden.

Einmal kann ohne jede Drehung eine einfache Biegung des Fruchtknotens oder Blütenstiels oder beider ausreichen, um der Blüte ihre definitive Lage zu geben. Es ist dies am deutlichsten bei denjenigen Inflorescenzen, welche nur eine einzige, zwar seitenständige, aber scheinbar das Ende der Blütenstandsaxe einnehmende Blüte entwickeln. Es braucht hier nur die morphologische und räumliche Unterkante des Fruchtknotens an Längenwachsthum dessen Oberkante zu übertreffen, um die Blüte nach der ihrem Tragblatt gegenüberliegenden Seite so überzubiegen, daß die anfangs aufwärts gewandte Lippe nach abwärts gerichtet wird. Da die stärker wachsende Kante die untere ist, so könnte man derartige Blüten als negativ geotropische bezeichnen. Als Beispiel nenne ich die einblüthigen *Paphiopedilum*-Arten¹⁾, *Maxillaria*, *Lycaste*, *Anguloa* — außerdem ist die Erscheinung häufig an den obersten Blüten vielblüthiger Inflorescenzen solcher Orchideen, welche normal Drehungen des Fruchtknotens ausführen.

Eine besondere Stellung nehmen, worauf ich 1882 aufmerksam machte²⁾, die *Gongora*-Arten ein, an deren normal hängenden Inflorescenzen die Lippe ursprünglich abwärts steht. Hier macht der Fruchtknoten eine nach innen concave etwa halbkreisförmige geotropische Biegung in der Medianebene, bis die Lippe (*pm*) senkrecht nach aufwärts steht. In diesem Falle ist die stärker in die Länge wachsende Kante zwar ebenfalls die morphologisch untere, aber die räumlich obere, so daß die Blüte als positiv

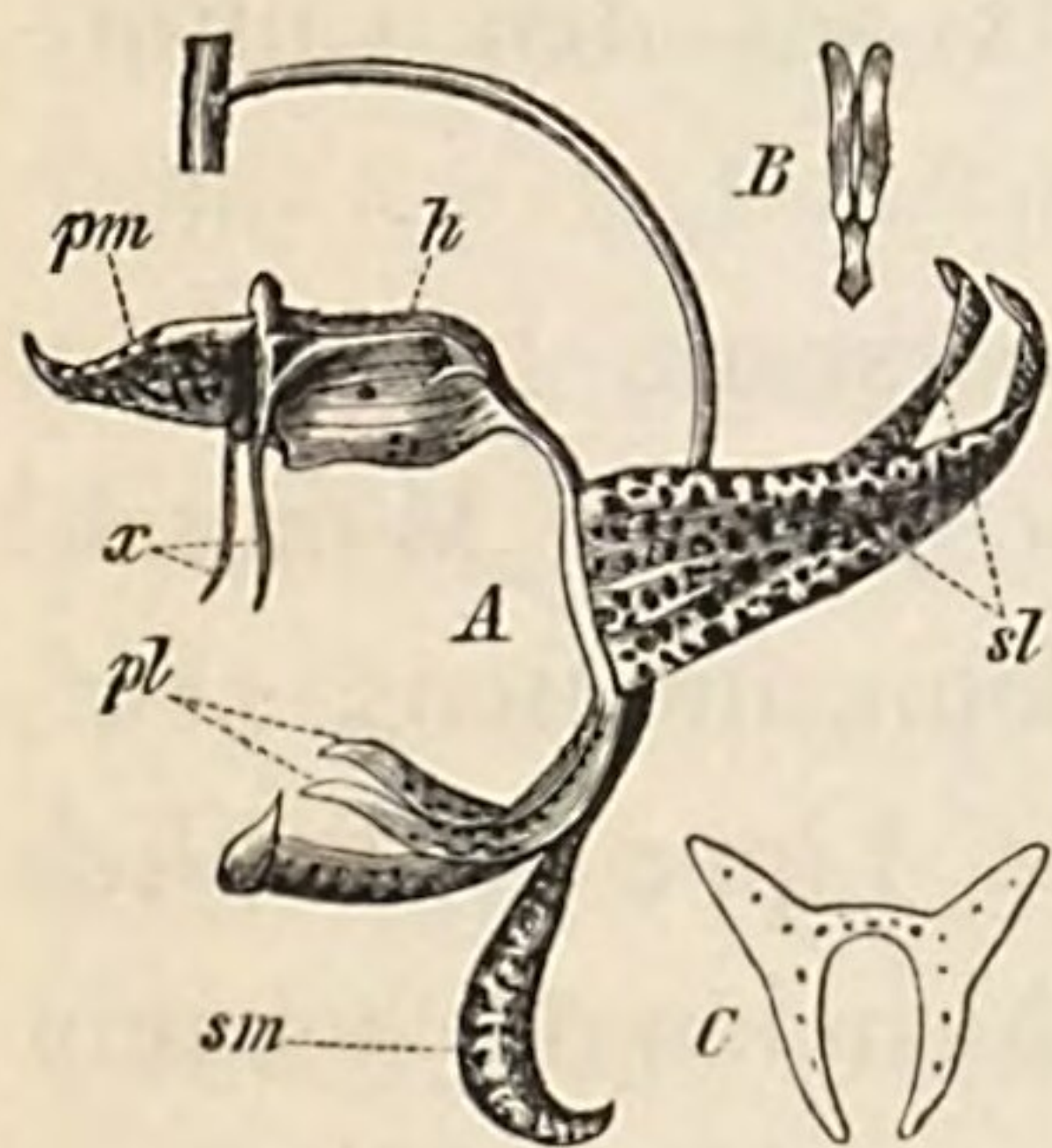


Fig. 5. *Gongora tricolor* Rchb. f.
A Blüte, *pm*, *pl*, *sm*, *sl*, wie in Fig. 1,
b Hypochilium, C Querschnitt desselben,
B Pollium.

¹⁾ Vgl. Eichler, Blüthendiagramme. I., S. 180.

²⁾ Morphologie der Orchideen. S. 104.

geotropisch betrachtet werden kann. Schwächere ähnliche Krümmungen, die auch nach abwärts concav sind, finden sich bei *Stanhopea* Frost, *Acineta* Ldl. und anderen Orchideen mit hängender Inflorescenz und schließlich abwärts gerichteter Lippe.

Während in den bisher beschriebenen Fällen Drehungen des Fruchtknotens unter dem Einfluß der Schwerkraft, die ich im Gegensatz zu den in einer Ebene erfolgenden geotropischen Bewegungen geostrophische nennen möchte, normal nicht eintreten, erscheinen sie sofort, sobald die Inflorescenz aus ihrer normalen Lage gebracht wird. Ist dieselbe schräg oder horizontal so gerichtet, daß die Medianebene der Blüthe nicht senkrecht steht, so dreht sich der Fruchtknoten soweit, bis die Medianebene wieder vertical geworden ist¹⁾, worauf dann die Krümmung erfolgt. Eine Inflorescenz von *Gongora galeata* Rchb. f., welche ich in senkrecht aufgerichteter Stellung sich entwickeln ließ, zeigte die Fruchtknoten um 180° gedreht und außerdem ein- und abwärts in der gewöhnlichen Weise gebogen, so daß die Inflorescenz ihre Blüthen in ganz dieselbe Stellung zu dem jetzt abwärts liegenden Anheftungspunkt brachte, wie sonst zu der herabhängenden Spitze. Auch die Inflorescenzen von *Stanhopea*, *Acineta* u. f. w. zeigen Drehungen des Fruchtknotens, wenn sie schräg abwärts aus den Culturgefäßen herauswachsen²⁾.

In normaler aufrechter Lage der Inflorescenz sind dann geostrophische Torsionen vorhanden bei der großen Mehrzahl der Orchideen und beträgt die Drehung dann meistens 180°, so daß die ursprünglich aufwärts gerichtete Lippe schließlich abwärts steht, wie dies bei unseren Ophrydeen längst bekannt ist. Läßt man die Inflorescenz in umgekehrter Lage sich entwickeln, so unterbleibt die Torsion; bei schräger Stellung der

¹⁾ Morphologie der Orchideen. S. 104.

²⁾ Ueber die Umdrehung u. f. w. S. 21.

Blüthenstandsaxe geht sie nur so weit, bis auf dem kürzesten Wege die Abwärtsstellung der Lippe erreicht ist¹⁾).

Bei diesen Drehungen handelt es sich nicht um Wachstumsdifferenzen zweier gegenüberliegender Kanten, sondern wir müssen uns die Sache vielmehr so denken, daß alle peripherischen Kanten stärker in die Länge wachsen als die weiter nach innen gelegenen Theile des Fruchtknotens und so eine Schrägstellung zu der Axe des Fruchtknotens erreichen, welche letztere wir uns im einfachsten Fall als gradlinig bleibend und sich gar nicht verlängernd denken können. Es scheint daher auch eine Bezeichnung mit positiv oder negativ hier weniger geeignet; ich möchte vorziehen die Orchideenblüthen, welche unter allen Umständen ihre Lippe nach abwärts richten, als hypogeostrophische zu bezeichnen.

Ich glaube dann zuerst darauf hingewiesen zu haben²⁾), daß es im Gegensatz dazu auch epigeostrophische Orchideen giebt, welche bei senkrecht aufgerichteter Inflorescenz gar keine Drehung ausführen, weil ja die Lippe schon nach oben steht, dagegen eine Torsion von 180° vollziehen, wenn durch Abwärtsrichtung des Blüthenstands die Lippe nach unten gestellt wird, und bei schräger Lage des letzteren entsprechend kleinere Drehungen zeigen. Hierher gehören z. B. *Masdevallia verrucosa* Rchb. f., *M. ochthodes* Rchb. f. und *M. gibberula* Rchb. f.; an der erstgenannten Art habe ich diese Verhältnisse auch experimentell untersucht.

Nach Abbildungen und getrockneten Exemplaren stellen ihre Lippe ferner stets nach oben *Paphinia cristata* Ldl., *Odontoglossum pulchellum* Ldl., manche Arten von *Catasetum* L. C. Rich., namentlich die als *Monachanthus* bezeichnete Form (vgl. Fig. 39). Ob diese Fälle ganz mit *Masdevallia verrucosa* übereinstimmen, wird sich erst bei Beobachtung lebender blühen-

¹⁾ Ebenda. S. 20.

²⁾ Morphologie der Orchideen. S. 132.

der Pflanzen feststellen lassen, wozu sich mir bisher keine Gelegenheit bot. Eine besondere Stellung nehmen aber jedenfalls noch zwei Orchideen ein, bei denen die Drehung des Fruchtknotens 180° überschreitet, also über die einfache Umkehrung noch hinausgeht.

Längst bekannt¹⁾ ist in dieser Hinsicht *Malaxis paludosa* Sw., deren Fruchtknoten sich so lange dreht, bis die ursprünglich aufwärts gewandte Lippe, nachdem sie vorübergehend abwärts stand, wieder in die senkrecht aufwärts gekehrte Lage zurückgekommen ist, so daß dabei eigentlich keine Stellungsveränderung zu Stande kommt. Hierbei bleibt der Fruchtknoten leidlich gerade. Bei *Angrecum eburneum* Ldl. beobachtete ich dagegen an einer schräg aufwärts gerichteten Inflorescenz, daß die Lippe erst nach abwärts und dann wieder senkrecht aufwärts gedreht wurde unter gleichzeitiger förmlicher Windung des Fruchtknotens, dessen Längsaxe eine Schneckenlinie beschreibt. Ähnliche Verhältnisse scheinen bei *Cycnoches* Ldl.²⁾ vorzuliegen, von welcher Gattung ich aber noch keine lebenden Blüten gesehen habe. Will man diese Formen, deren Fruchtknoten sich nicht bloß drehen, sondern gewissermaßen winden, besonders bezeichnen, so könnten sie epigeospire heißen — ich glaube jedoch, daß sie durch Uebergänge mit den epigeostrophen verbunden sein werden. Entsprechende Windungen zur Abwärtsstellung der Lippe sind mir nicht bekannt.

Wenn nun auch in allen diesen Fällen die Schwerkraft die orientierende Kraft ist, so wurde doch die so verschiedene Empfindlichkeit des Fruchtknotengewebes für die Einwirkung dieser Kraft erworben in der Anpassung der Blüten an die Befruchtung durch Insecten; die Blüte reagiert in der Weise auf die Gravitation, welche in dieser Hinsicht die nützlichste ist, oder reagiert gar nicht, wenn die ursprüngliche Stellung bereits die Bestäubung

¹⁾ Bauer, a. a. O. Genera. Taf. I. Darwin, Fertilisation of Orchidees. S. 132.

²⁾ Vgl. die Abbildungen in meiner Morphologie der Orchideen. T. I.

genügend sichert. Das Letztere scheint namentlich der Fall zu sein bei manchen viel- und kleinblüthigen walzenförmigen Inflorescenzen, in denen die Insecten wohl an und für sich leicht den Pollen übertragen — im Uebrigen ist namentlich die Beziehung zu den Verhältnissen des Sporns bisweilen recht deutlich. So drehen sich gar nicht die Blüthen von *Angrecum odoratissimum*, deren Sporn so eng ist, daß er auch in aufrechter Stellung den Nectar capillar festhält; es drehen sich bis zur Abwärtsstellung der Lippe die Blüthen von *Angrecum sesquipedale*, dessen stark gekrümmter Sporn in dieser Stellung mit aufwärts gekehrter Mündung herabhängt, und es drehen sich endlich bis zur Aufwärtsrichtung der Lippe die Blüthen von *A. eburneum*, deren gerader, der Lippe parallel gestreckter Sporn nur in dieser Lage die Mündung nach oben und die geschlossene Spitze nach unten bringen kann, so daß der Nectar nicht ausfließt. Die Aufwärtsdrehung der Lippe bei *Masdevallia verrucosa* u. f. w., wo kein Sporn vorhanden ist, läßt sich dagegen vielleicht von dem Gesichtspunkt her verstehen, daß hier die beiden weit verwachsenen paarigen Sepalen gerade bei dieser Stellung der Blüthe ein förmliches Schutzdach über der Säule bilden. Ich möchte mich hier mit diesen Andeutungen begnügen und auch auf die Mechanik der Drehungen u. f. w. nicht weiter eingehen, weil dieser Gegenstand in einer demnächst erscheinenden Abhandlung von Dr. F. Noll genauer behandelt werden soll.

Bei der so sehr wechselnden Stellung der Orchideenblüthe sind die Ausdrücke vorn und hinten, welche man sonst so einfach für die Stellung der Organe in der Blüthe anwenden kann, leicht mißzuverstehen. Ich möchte diese Bezeichnungsweise deshalb, soweit es sich um die Blätter der verschiedenen Blüthenkreise handelt, ganz vermeiden und unterscheide einmal die steloskope Seite der Blüthe, wozu das unpaare Sepalum, die paarigen Petalen, das gewöhnlich fruchtbare Staubblatt des

äußeren und die paarigen Staubblätter des inneren Kreifes, sowie das Rostellum als unpaarer Narbenlappen gehören, und die labiofkepe Seite, zu welcher die paarigen Sepalen, das Labellum, die diesem angrenzenden drei Staubblätter und die beiden eigentlichen Narbenlappen zu rechnen wären.



II. Die labiofken Axenausbreitungen.

a) Säulenfuß und Kinn (pes columnae, mentum).

Bei den meisten unserer einheimischen Orchideen ist eine labiofkepe Axenausbreitung überhaupt nicht vorhanden — die fämmlichen Perigonblätter sitzen deutlich auf dem Rand des die Placenten einschließenden Axenbeckers, ohne namentlich mit der Säule in eine nähere Verbindung zu treten. Die Systematik drückt das dahin aus, daß sie diesen Formen eine «Columna apoda» zuschreibt.

Dem gegenüber finden wir bei anderen Orchideen die Lippe deutlich nicht vor dem Grunde der Säule, sondern auf demselben inserirt. Nur andeutungsweise ist dies der Fall z. B. bei *Cymbidium pendulum* Sw., *C. sinense* W., deutlicher schon bei dem derselben Gruppe zugehörenden *Grammatophyllum speciosum* Bl., dessen Blüthenlängsschnitt Fig. 6 darstellt. Das Gynostemium ist am Grunde etwas ausgehöhlt und auf dem Vorderrande dieser Grube ist das Labellum (*pl*) mit schmaler Basis eingefügt.

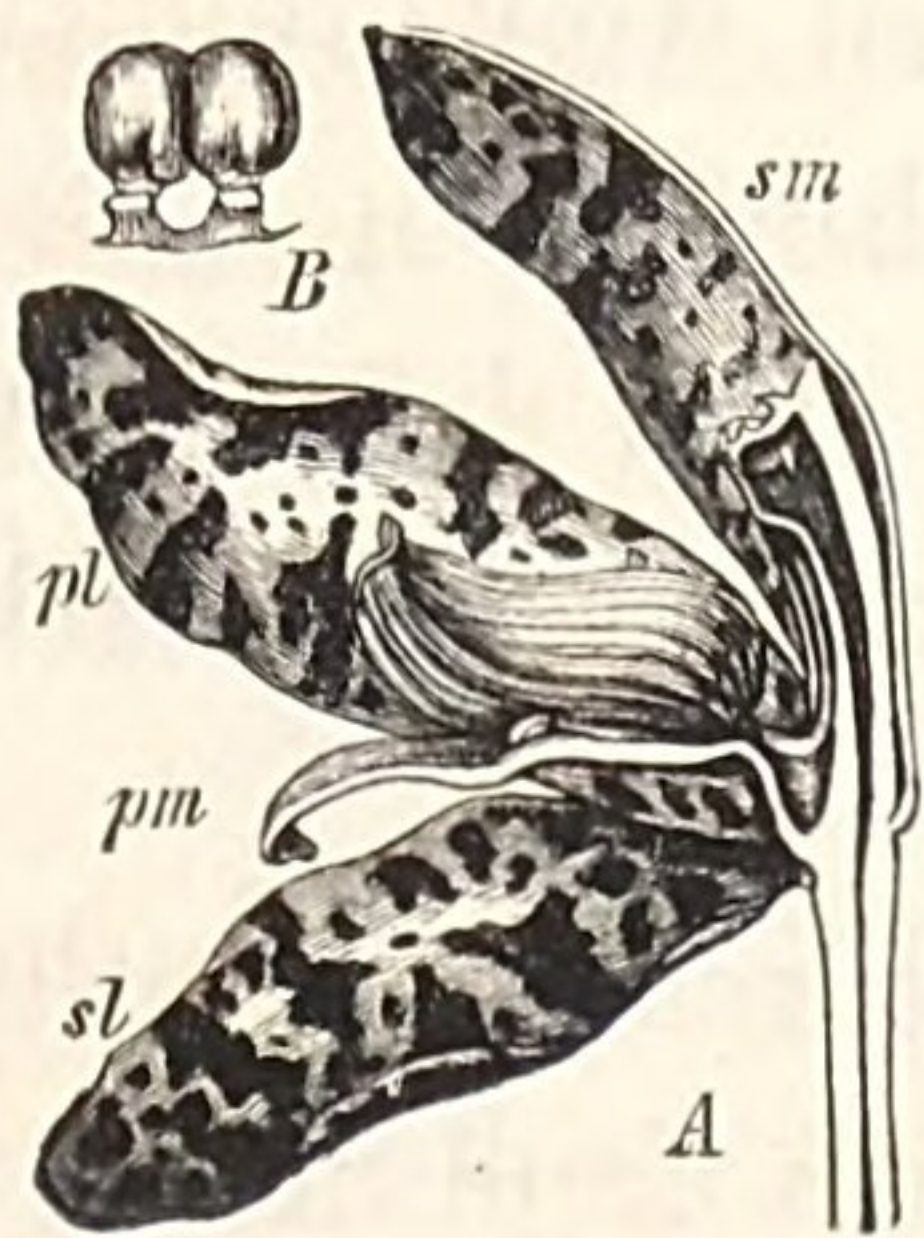


Fig. 6. *Grammatophyllum speciosum* Bl. A Blüthenlängsschnitt. B Pollinium.

Von hier aus führt dann eine Reihe von Uebergängen zu der Bildung eines typischen «Säulenfußes». Es ist dann der untere Theil des Gynostemiums weit vorgezogen und trägt auf seinem tiefsten Punkt, oft mit einem dünnen Bande ange-

gliedert, die in Folge dieser Befestigungsweise leicht bewegliche Lippe, wie das namentlich in den Abtheilungen der *Pleurothallidinae*

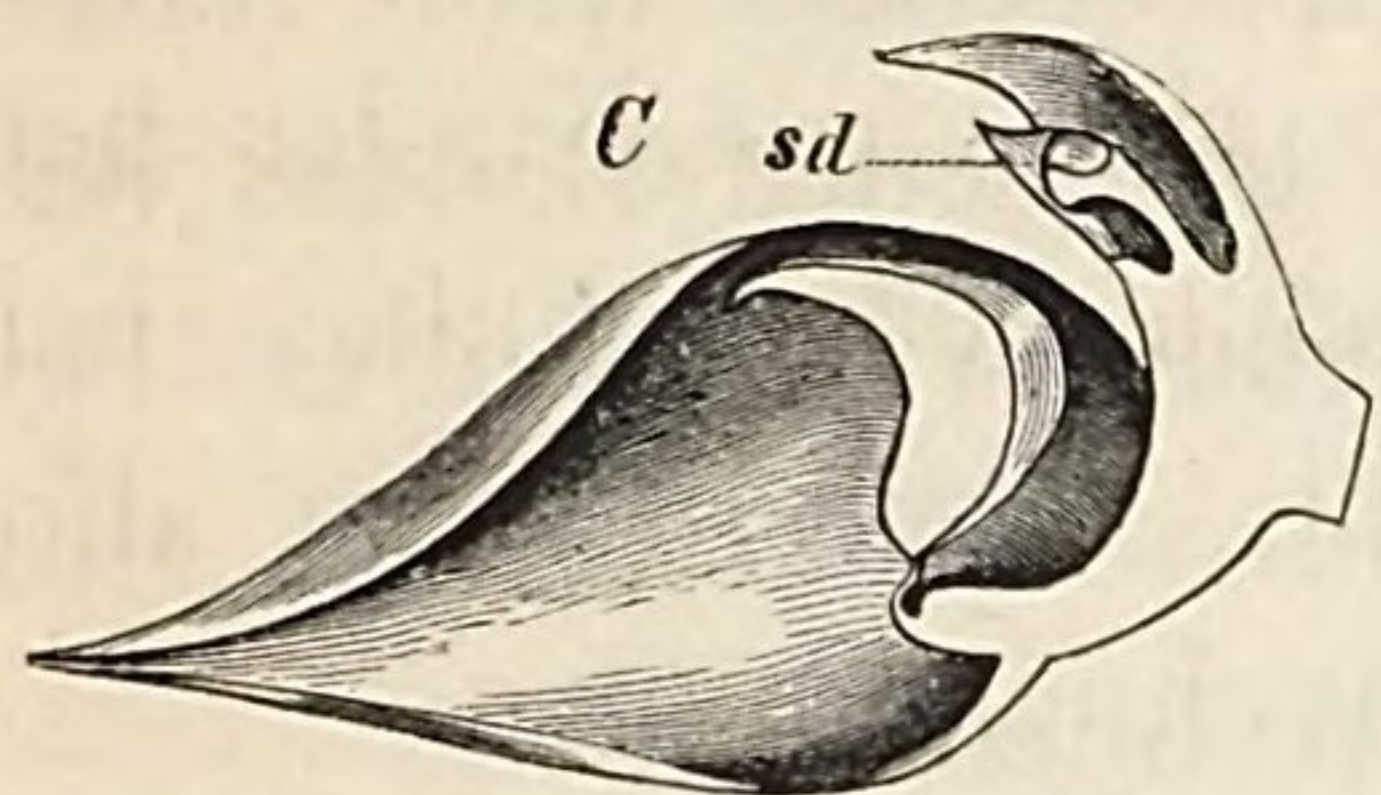


Fig. 7. *Bolbophyllum Careyanum* Spreng.
Blüthenlängsschnitt.

und *Bolbophyllinae* stattfindet. Beistehender Blüthenlängsschnitt von *Bolbophyllum Careyanum* Spreng. (Fig. 7) soll dies erläutern. Bisweilen ist das Labellum in solchen Fällen nicht bloß am tiefsten Punkte des Randes am Säulenfuß befestigt, sondern entspringt geradezu auf dessen Unterseite, wie dies in Fig. 8 von *Paphinia cristata* Ldl. abgebildet ist (Fig. 8).

Trägt in allen derartigen Fällen derselbe lediglich das Labellum und sonst keine anderen Perigonblätter, so giebt es für

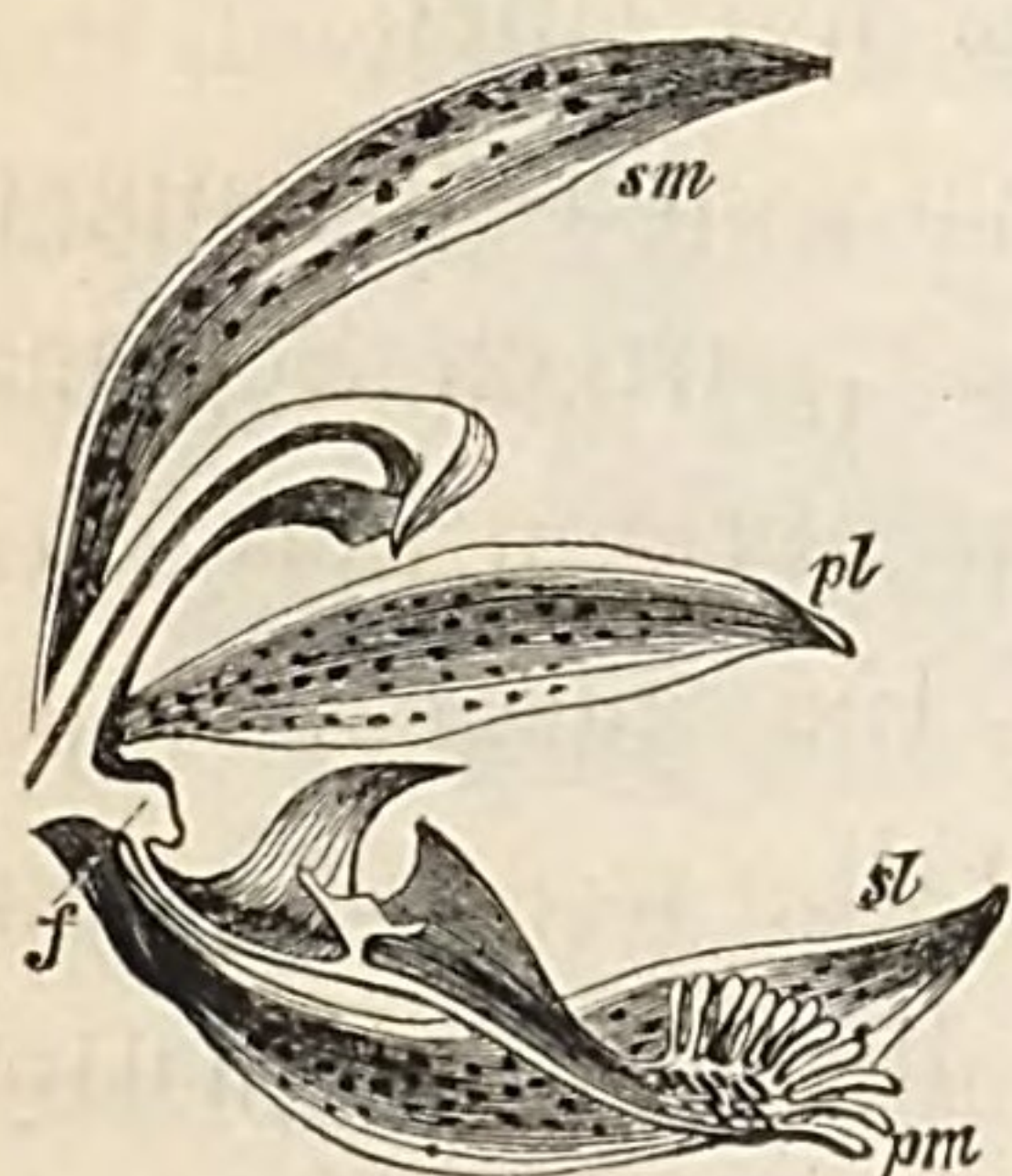


Fig. 8. *Paphinia cristata* Ldl.
Blüthenlängsschnitt, f Säulenfuß.

die morphologische Deutung des Säulenfußes nur zwei Möglichkeiten. Ausgeschlossen ist zunächst die Erklärung, daß derselbe ein Verwachsungsproduct von Staubblättern und Griffel ist — denn unmöglich kann ein Glied des zweiten Kreises der Blüthe, das Labellum, auf Gliedern der weiter nach innen gelegenen Kreise inserirt sein. Es muß also der Säulenfuß entweder

ein Theil der Lippe selbst sein, oder er muß zur Blüthenaxe gehören und als eine einseitige Ausbreitung des labioskopen Randes des Axenbechers betrachtet werden.

Gegen erstere Auffassung spricht einmal die Gliederung, welche in so scharfer Weise Lippe und Säulenfuß trennt. Vergleichen wir außerdem *Bolbophyllum* mit der ganz nahe verwandten, von Reichenbach mit *Bolbophyllum* vereinigten Gattung *Megaclinium* Ldl., so tritt die Zugehörigkeit des Säulenfußes zur Axe sofort klar hervor. Derselbe ist hier nämlich nicht frei vorgeschoben, sondern verläuft als ein erhabenes Band quer über die Endfläche des kurzen, breit kreiselförmigen unter-

ständigen Fruchtknotens, so daß die Anheftung der Lippe, welche auch hier mit einem dünnen Bande leicht beweglich inserirt ist, am Rande des Axenbechers selbst stattfindet. Die Aequivalenz des erhabenen Bandes bei *Megaclinium* und des vorgeschobenen Fußes bei *Bolbophyllum* ist außer Zweifel — wir werden also auch den letzteren zur Axe rechnen müssen.



Fig. 9. Blüthe
von *Megaclinium*
maximum Ldl.

Viel klarer wird dies noch, wo außer dem Labellum noch andere Perigonblätter auf dem Säulenfuß entspringen. Es laufen aber einmal bei *Bolbophyllum* vielfach die paarigen Petalen weit an demselben herab und zweitens zeigt Fig. 7, daß auch die großen paarigen Sepalen fast ganz auf ihm inserirt sind und nur sein unteres Ende ein kurzes Stück bis zum Lippenansatz frei lassen.

Ganz besonders beweisend sind dann aber weiter diejenigen Fälle, in welchen sowohl die Lippe als die paarigen Sepalen durch die einseitige Axenausbreitung von den übrigen Perigonblättern der Blüthe ganz abgerückt werden. Ein ausgezeichnet instructives Beispiel hierfür ist *Drymoda picta* Ldl., wo der lange

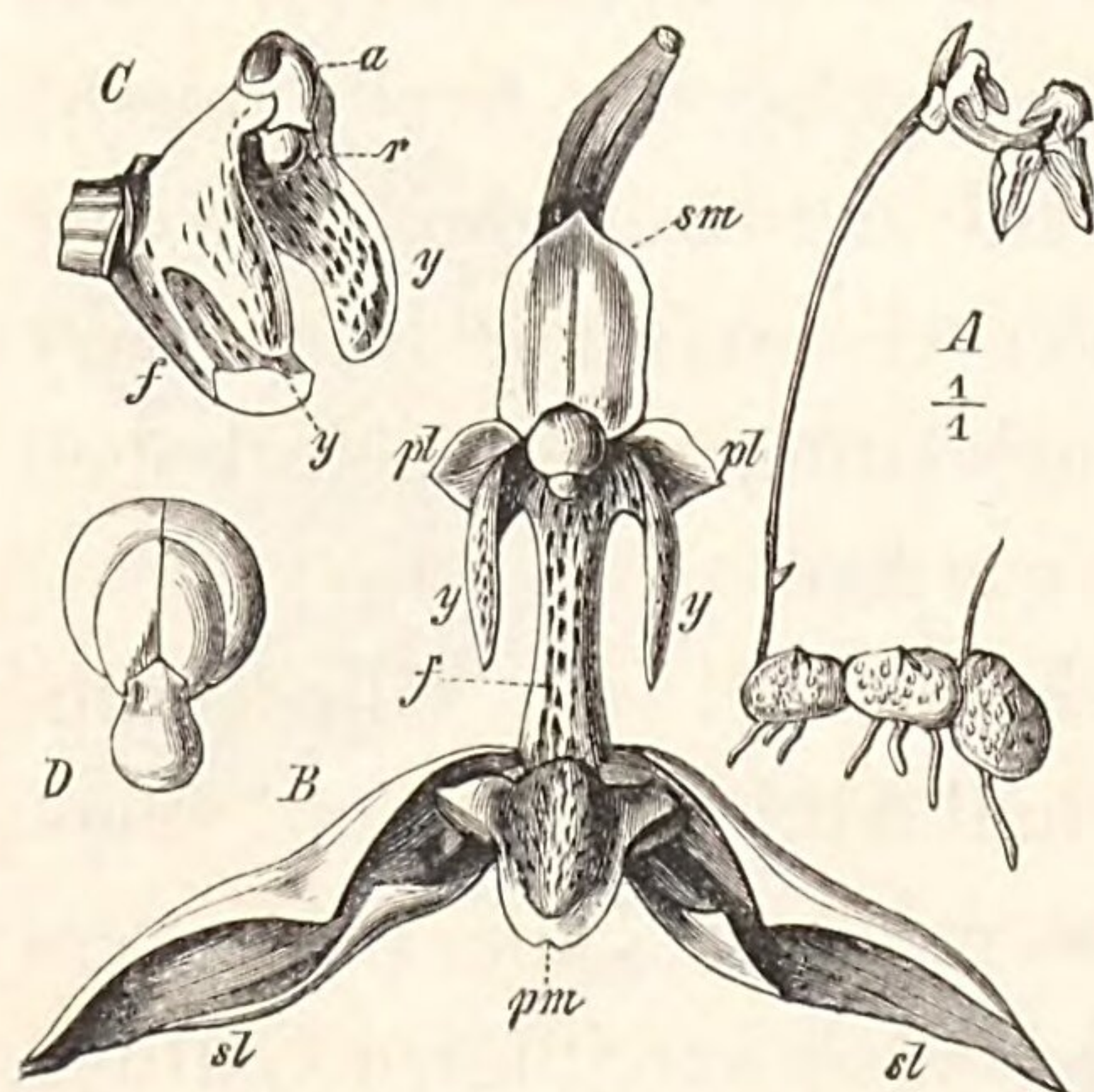


Fig. 10. *Drymoda picta* Ldl. A Habitus, B Blüthe,
y Stelidien, C Säule, a Anthere, r Rostellum,
D Pollinium.

Säulenfuß *f* die Blütenblätter in zwei weit getrennte Gruppen sondert. Der einen gehören an das unpaare Sepalum (*sm*) und die paarigen Petalen (*pl*). Diese Organe sind dicht an der mit zwei flügelartigen Fortsätzen (Stelidien) (*y*) versehenen Säule geblieben. Weit abgerückt sind dagegen die paarigen Sepalen (*sl*) und die kurze, auf ihrer oberen Fläche mit einer behaarten Wucherung ver-

sehene Lippe (*pm*). Leider hat sich hier noch nicht mit Sicherheit die nach der systematischen Stellung von *Drymoda* sehr wahr-

scheinliche Thatfache feststellen lassen, daß die Lippe mit einer beweglichen Gliederung angefügt ist — aber auch ohne dies wird doch wohl die Deutung, daß der Axenbecher einseitig vorgezogen sei und dann auf diesem vorgezogenen Rande die paarigen Sepalen und die Lippe trage, wahrscheinlicher sein als der Gedanke, daß der Säulenfuß ein Verwachfungsproduct von Sepalen und Lippe darstelle. Es wird dies noch klarer durch diejenigen Fälle, in welchen die Verbindung des Säulenfußes mit Blattorganen sich nicht bloß auf eine kleine Stelle beschränkt.

Sehr gut schließen sich hier zunächst an die Gattungen *Monomeria* Ldl. und *Acrochæne* Ldl. Bei der ersteren sind die

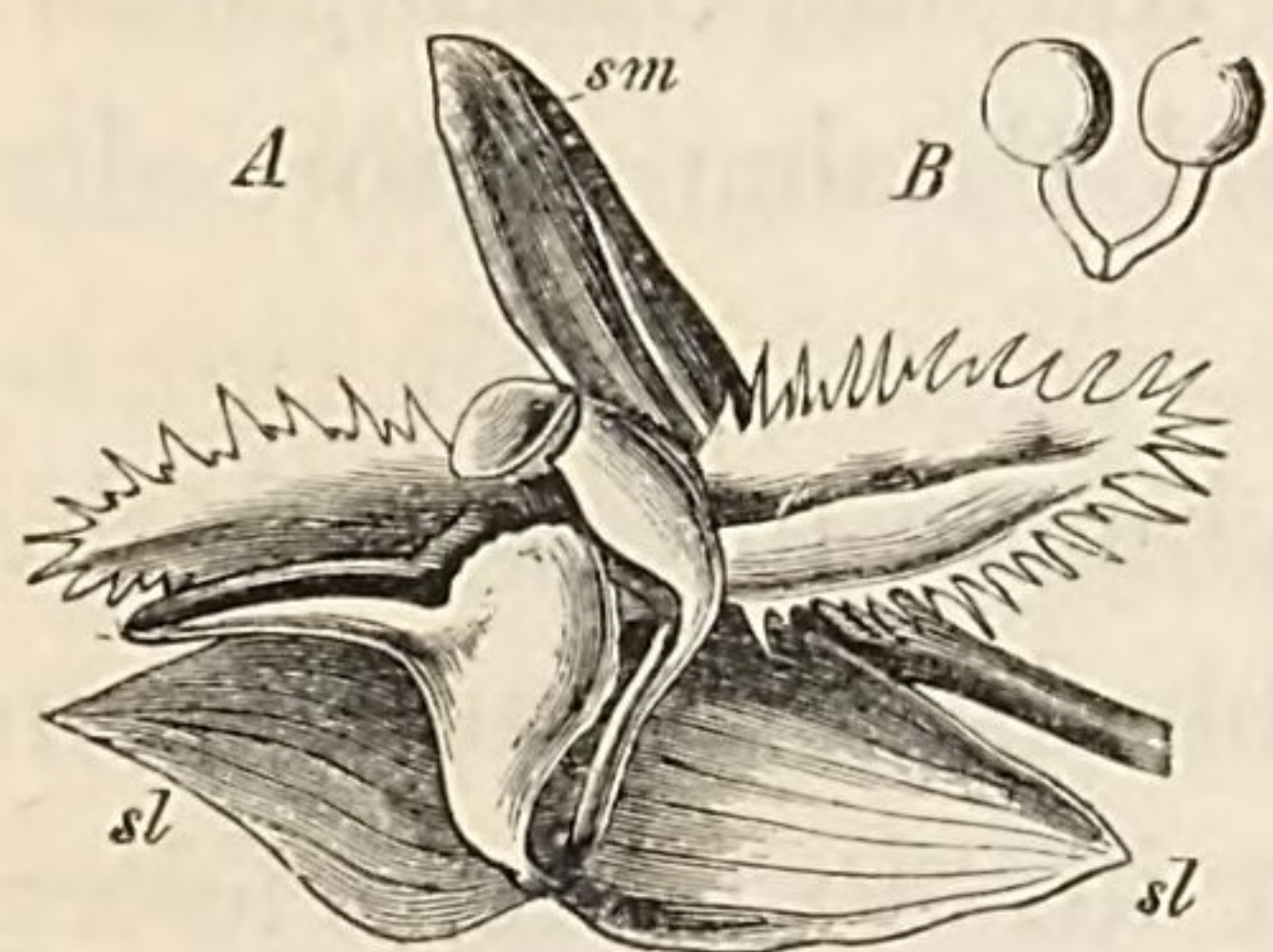


Fig. 11. *Acrochæne punctata* Ldl.
A Blüte, B Pollinium.

paarigen Sepalen ähnlich wie bei *Drymoda* nur an einer schmalen Fläche mit dem Säulenfuß in Verbindung, dessen Ende außerdem die Lippe trägt — aber nur ein schmaler Spalt trennt den Oberrand der Sepalen von dem Fuß.

Denken wir uns hier den oberen Grenzpunkt der Anheftungslinie der paarigen Sepalen am Fuße heraufgerückt, so erhalten wir den Bau von *Acrochæne*, wo diese Blütenblätter mit ihrer ganzen breiten Basis dem Säulenfuß angefügt sind. Wollten wir hier den letzteren als ein Verwachfungsproduct von Lippe und Kelchblättern betrachten, so wären die letzteren nur mit ihrer oberen Ecke mit der Axe in Berührung; da aber die Gefäßbündel nicht von diesem Punkt her in die Sepalen eintreten, so bleibt die einzige zulässige Deutung, daß eben der Säulenfuß eine schmale einseitige Axenausbreitung darstellt, welche auf ihrem auch seitlich freien Ende die Lippe trägt; der Umstand, daß diese letztere hier mit beweglicher Gliederung angelenkt ist, unterstützt weiter die obige Auffassung.

Eine recht interessante Modification bietet dann weiter

Batemanian Colleyi Ldl. Auch hier ist der Säulenfuß stark entwickelt und trägt an seinem Ende, wie bei *Monomeria* und

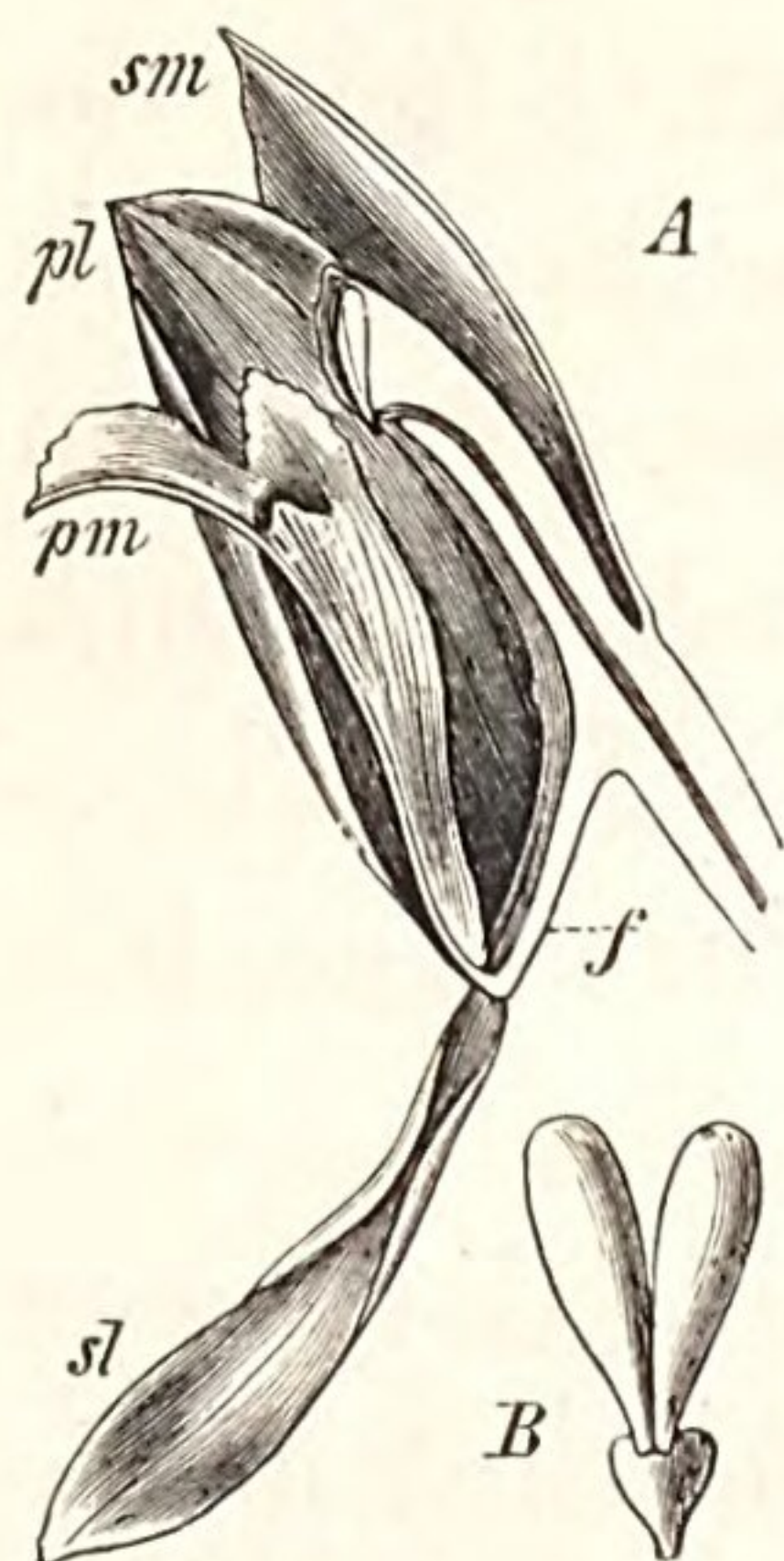


Fig. 12. *Batemanian Colleyi* Ldl. A Blüthe, B Pollinium.

Drymoda mit schmaler Grundfläche eingefügt, die paarigen Sepalen (*sl*) und die Lippe (*pm*); die bei den genannten Gattungen freien Seitenkanten des Fußes dienen dagegen hier zum Ansatz der paarigen Petalen (*pl*), welche lediglich auf dem letzteren entspringen. Auch hier sind die Infertionsverhältnisse ohne alle Schwierigkeit zu verstehen, sobald wir den Säulenfuß als eine schmale einseitige Axenausbreitung auffassen; im Gegenfalle müßte er als Verwachnungsproduct von fünf Blattorganen, der paarigen Sepalen und Petalen sammt der

Lippe, betrachtet werden.

Während die Fälle, in welchen die schmale Infertionsfläche der paarigen Sepalen weit von der Säulenbasis und damit vom oberen Rande des Fruchtknotens abgerückt ist, doch recht selten sind, schließt sich eine große Menge von Orchideen in der Weise an *Acrochaene* an, daß ebenfalls die paarigen Sepalen weit am Säulenfuß herablaufen, während an dessen Ende die Lippe befestigt ist. Die Blüthen bekommen dadurch, von der Seite gesehen, namentlich im Knospenzustande eine sehr auffällige vorspringende Ecke an ihrer Unterseite, die man mit einem Kinn verglichen und als «mentum» bezeichnet hat. Diesen Bau zeigen die Blüthen der großen Gruppen der *Dendrobiinae*, *Eriinae*, *Maxillariinae*, *Lycastinae* u. f. w., von denen wenigstens einige besonders charakteristische Typen hier zu besprechen sein werden.

Zunächst noch einen streckenweise freien Säulenfuß nach der Analogie von *Drymoda* finden wir bei *Cyrtopodium* R. Br. Der Rand des Axenbechers ist rechtwinklig zum unterständigen Fruchtknoten weit vorgezogen und trägt an seinem Ende nur

das beweglich angegliederte Labellum, während die paarigen Sepalen und Petalen in einigem Abstand davon am oberen Theile des Fußes eingefügt sind. Denken wir uns dann die ersteren wie bei *Acrochæne* bis zum Lippenansatz am Fuß herablaufend, so erhalten wir die Structur, wie sie z. B. bei *Chysis bractescens* Ldl. vorliegt. Ich erwähne diese Art sowie *Colax jugosus* Ldl. deshalb, weil bei ihnen der Säulenfuß noch durch die Structur seiner Außenseite die Zugehörigkeit zum Fruchtknoten deutlich zeigt. Bei *Colax* läuft nämlich die unpaare schmale Parietalleiste desselben umbiegend bis zum Lippenansatz — bei *Chysis* ziehen sich zwei tiefe, die Grenzen zwischen der Parietalleiste und den benachbarten beiden Medianleisten bezeichnende Furchen sammt der ersteren weit auf den Säulenfuß hinab, so daß bei Betrachtung der Blüthe von deren Rückseite sowohl hierdurch, als durch die sonstige Beschaffenheit des Gewebes sofort klar wird, daß der Axenbecher einseitig vorgezogen ist.

Weit häufiger bilden aber die den Fruchtknoten fortsetzende Säule und deren Fuß keinen rechten, sondern einen stumpfen Winkel, der sich schließlich soweit öffnet, daß die

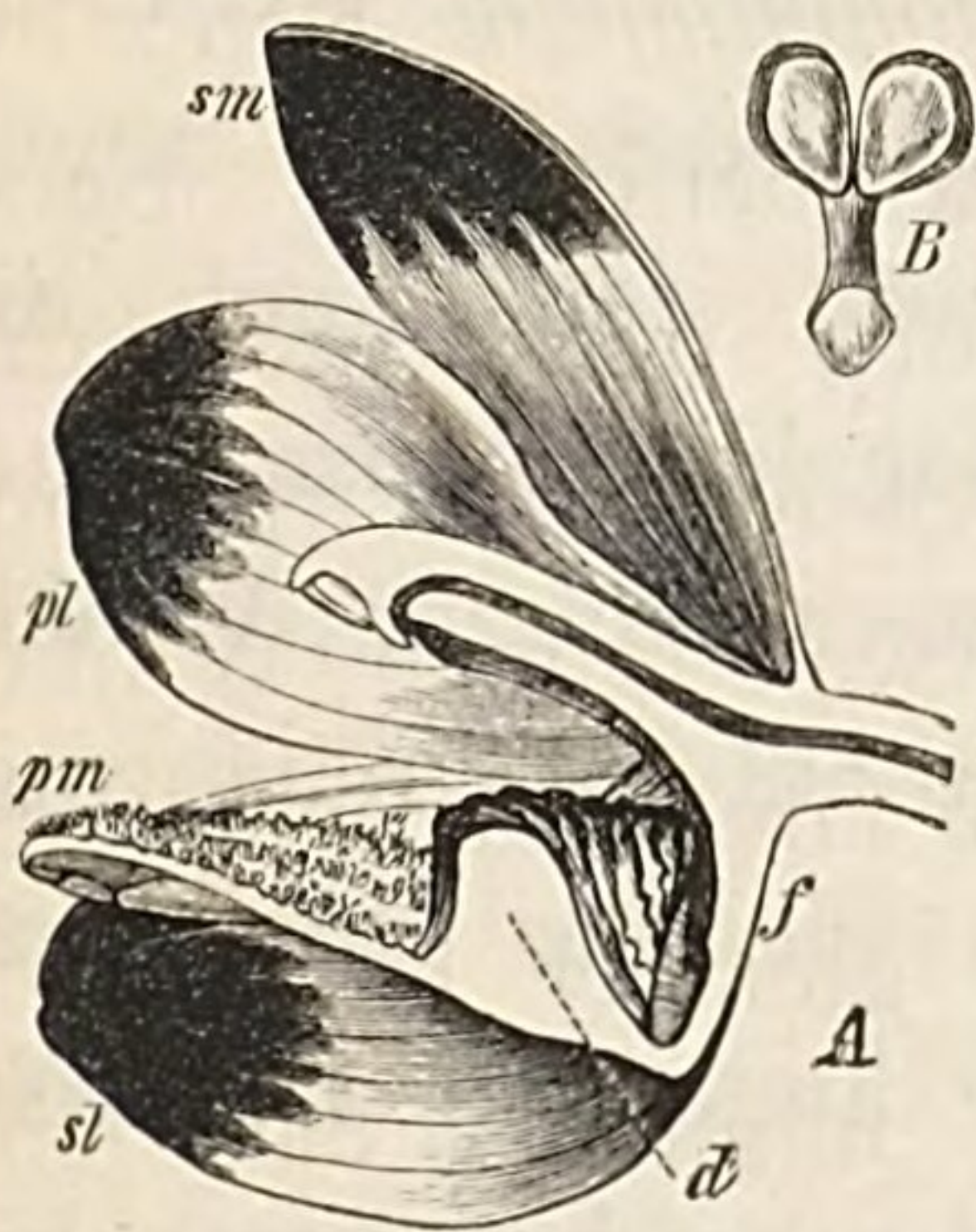


Fig. 13. *Pescatorea Klabochorum*
Rchb. f. A Blüthenlängsschnitt,
f Säulenfuß, d Callus der Lippe,
B Pollinium.



Fig. 14. *Lycaste Cobbiana*
Rchb. f. Blüthenlängs-
schnitt, f Säulenfuß.

Vorderseite der Säule geradezu nach unten abfallend direct in die Vorderseite des Fußes verläuft. Die Gattung *Dendrobium* bietet mannigfaltige Uebergänge in dieser Hinsicht: so ist bei *D. Kingianum* Bidw. der Winkel kaum 90°, bei *D. luteolum* Bat. etwa

120°, bei *D. nobile* Ldl. nahezu 180°, ebenso zeigt *Maxillaria* solche Differenzen. Der Winkel zwischen Fruchtknoten und

Säulenfuß wird damit natürlich immer spitzer. Als Beispiele mögen die umstehend abgebildeten Blüthen von *Pescatorea Klabochorum* Rchb. f. (Fig. 13) und *Lycaste Cobbiana* Rchb. f. (Fig. 14) dienen, die erstere mit etwa rechtem, die letztere mit sehr spitzem Winkel zwischen Fruchtknoten und Säulenfuß und entsprechend kleinerem und größerem Winkel zwischen dem letzteren und der Säule. In beiden Fällen laufen die paarigen Sepalen (*sl*) an den Seitenwänden des Säulenfußes (*f*) herab, während die Lippe (*pm*) mit schmaler Basis an dessen Ende elastisch angegliedert ist, und die paarigen Petalen (*pl*) und das unpaare Sepalum (*sm*) am Oberrande des Fruchtknotens ihre Ansatzflächen haben.

Es bleiben dann noch einige Fälle zu behandeln, in welchen der Fuß eine viel stärkere Ausbildung erreicht. Während er sich bei *Dendrobium* u. f. w. zwar unter verschiedenem Winkel abwärts zieht, aber seine Spitze stets unterhalb der Säulenbasis stellt, finden wir in der Gattung *Bolbophyllum* eine Reihe von Uebergängen zu immer stärker sich wieder aufwärts krümmenden

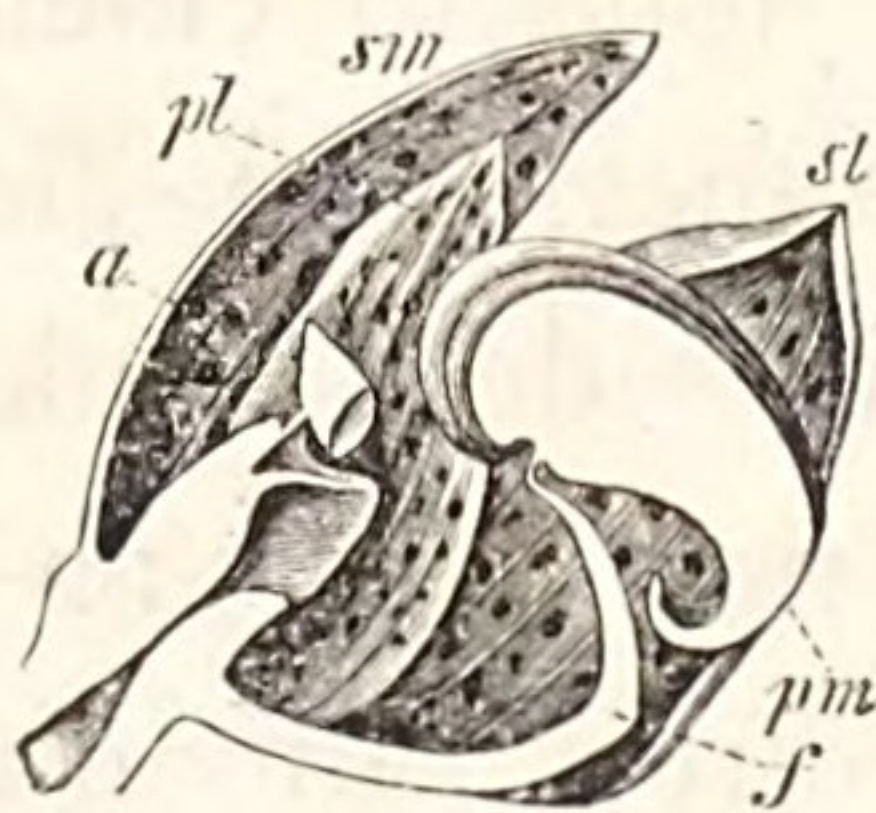


Fig. 15. *Bolbophyllum Schmidtianum* Rchb. f.
Blütenlängsschnitt.

seitlichen Axenausbreitungen. Schon *Bolbophyllum Lobbii* Ldl. zeigt diese Aufkrümmung, noch schöner aber *B. Schmidtianum* Rchb. f., dessen Blütenlängsschnitt beistehend abgebildet ist. Der Säulenfuß, dem auch die paarigen Petalen und Sepalen inserirt sind, geht hier unter einem etwas spitzen Winkel

vom Fruchtknotenrande aus, biegt aber dann fast halbkreisförmig um und trägt auf seiner Spitze etwa in gleicher Höhe mit dem Ende der Säule an dünnem Bande angelenkt das sehr fleischige mediane Petalum, welches bei jeder Erschütterung hin und her schwankt. Noch stärker ist die Biegung des gleichzeitig erheblich längeren Säulenfußes bei *Acanthepphippium* Bl. (Fig. 16), wo der letztere nach starkem Herablaufen wieder bis zur Ebene der Säulenbasis sich heraufkrümmt und erst hier, ebenfalls mit

deutlicher beweglicher Gliederung, die fettelförmige Lippe trägt. Die Infertionslinie der paarigen Sepalen (*sl*) geht über die Umbiegungsstelle hinaus bis auf den wieder sich aufwärts wendenden Theil des Säulenfußes.



Fig. 16. *Acanthophippium javanicum* Bl. Blüthenlängsschnitt, *f* Säulenfuß.

Bolbophyllum Lobbii Ldl. bietet dabei wieder ein gutes Argument für die Gleichwerthigkeit des Säulenfußes mit dem Axenbecher des unterständigen Fruchtknotens. Es setzt sich nämlich die dem Labellum ihrer Lage nach entsprechende Placentarleiste nur wenig abgeflacht von der Fruchtknotenwandung weit auf den Säulenfuß fort, in ganz ähnlicher Weise wie es

bei *Chysis* und *Colax* beschrieben wurde.

Bei *Dendrobium Pierardi* Roxb. konnte ich auch die Entwicklungsgeschichte des Säulenfußes verfolgen. Noch an etwa centimeterlangen Knospen ist die Kinnbildung kaum zu bemerken — die Unterkante des Fruchtknotens setzt sich fast ohne Biegung über die Ansatzstelle der Sepalen fort. Immerhin zeigt jedoch ein Längsschnitt in diesem Stadium schon zwischen der Vorderfläche der Säule und dem Lippengrund eingeschaltet eine schmale, nach außen abfallende kleine discussartige Fläche, deren Zugehörigkeit zu der becherartigen Axe nicht zweifelhaft erscheint. Diese Fläche ist der junge Säulenfuß — sie verlängert sich rasch durch allgemeines Wachsthum und rückt dadurch die Lippenbasis immer weiter von der Säule ab, während gleichzeitig die gebrochene Linie des Kinns auch äußerlich immer deutlicher wird. Da die paarigen Sepalen mit ihrer Infertionsfläche einmal die Lippe erreichen, andererseits über den sich streckenden Gewebestreifen hinausgehen, so werden sie mit in die Breite gezogen und erscheinen schließlich am Säulenfuß herablaufend.

b) Axensporne außerhalb des Fruchtknotens und
Halbaxensporne.

Im vorigen Abschnitt habe ich mich bemüht darzulegen, daß die Blütenaxe bei den Orchideen vielfach nach der Seite des Labellums einseitig ausgedehnt ist und daß dadurch der Säulenfuß und das Kinn entstehen. Es sollen nun diejenigen Spornbildungen außerhalb des Fruchtknotens besprochen werden, an deren Bildung die Blütenaxe ebenfalls theilnimmt.

Allerdings giebt es auch bei den Orchideen Ausfackungen, welche lediglich einem Sepalum oder Petalum zugehören und die mit der Blütenaxe nichts zu thun haben. Wir brauchen uns aber in denjenigen Fällen, wo ein sogenanntes Kinn d. h. ein Säulenfuß mit weit daran herablaufenden paarigen Sepalen vorhanden ist, diese letzteren nur mit ihren einander zugewandten Rändern verwachsen zu denken, um sofort einen an seiner Rückseite aus der Axe, an seiner Vorderseite aus Blattorganen bestehenden Sporn zu erhalten. Es kommen ferner ähnliche Spornbildungen vor, welche aus Säulenfuß und Lippe gebildet sind.

Ferner giebt es aber auch Ausfackungen, deren Hohlraum lediglich von der Axe umschlossen wird, und welche sich so den S. 17 beschriebenen nectarführenden Höhlungen im unterständigen Fruchtknoten anschließen. Derartige Sporne treten bald nur andeutungsweise, bald schön entwickelt in vielen Fällen auf, wo der Säulenfuß mit den paarigen Sepalen ein Kinn bildet, und sollen hier zunächst beschrieben werden.

Bei *Lycaste*, *Maxillaria* habe ich nichts derart gefunden — der Säulenfuß zeigt keinerlei Vertiefungen am Grunde und es findet hier auch keine Nectarabsonderung statt. Dagegen bietet sich in der Gattung *Dendrobium* ein allmählicher Uebergang zu Blüten, deren Fuß mit einem wirklichen Nectarium endet. Schon bei *D. nobile* ist am Grunde des Säulenfußes eine ganz

kleine Vertiefung vorhanden, welche dann bei *D. fimbriatum* Hook., *lituiflorum* Rchb. f. durch eine von oben her in den Hohlraum des Kinns vortretende und als Axenvorsprung zu betrachtende schmale Platte besonders abgegrenzt wird und namentlich bei *D. moschatum* Wall. bedeutende GröÙe erreicht. Bei *D. luteolum* Bat.¹⁾ und anderen Arten mit besonders langgezogenem, spitzwinkligem Kinn geht ferner die Anheftungslinie der paarigen Sepalen nicht bis zur Spitze des letzteren, sondern hört mehrere Millimeter höher auf, wo dann auch die Lippe eingefügt ist. Die Kinnspitze ist ein wirklicher Sporn, den ich als aus der Axe allein gebildet betrachten muß und der etwa der schwachen Vertiefung im Säulengrunde von *Grammatophyllum* (Fig. 6) analog ist, aber durch die Einschiebung des Säulenfußes zwischen Säulengrund und Lippenansatz weit von ersterem abgerückt erscheint.

Aehnlich sind im Wesentlichen die Verhältnisse auch in der Section *Pedilonum* Bl., nur ist hier der Säulenfuß noch viel länger, der Sporn am unteren Ende breit und stumpf und die Lippe besonders schmal und schwach entwickelt. Die Entfernung vom Oberrande des Fruchtknotens bis zum Sporngrund ist hier bisweilen größer als der Abstand zwischen dem ersten und der Spitze der Blütenblätter, so daß Stiel und Fruchtknoten über der Mitte der ganzen Blüthe eingefügt sind (*D. secundum* Ldl.²⁾).

Eine ganz eigenthümliche Bildung, die ich ebenfalls diesen seitlich freien reinen Axenspornen zuzählen muß, findet sich bei der wohl als Typus einer besonderen Gattung zu betrachtenden *Limatodis labrosa* Rchb. f. Die völlig entwickelte Blüthe hat einen langen gekrümmten Sporn, der dicht unter dem labioskopen Rande des unterständigen Fruchtknotens entspringt und dessen

¹⁾ Bot. Mag. t. 5441.

²⁾ Bot. Reg. t. 1291.

Mündung dem entsprechend am Säulengrunde liegt. Dieser letztere ist aber noch darüber hinaus, rechtwinklig zum Sporn,

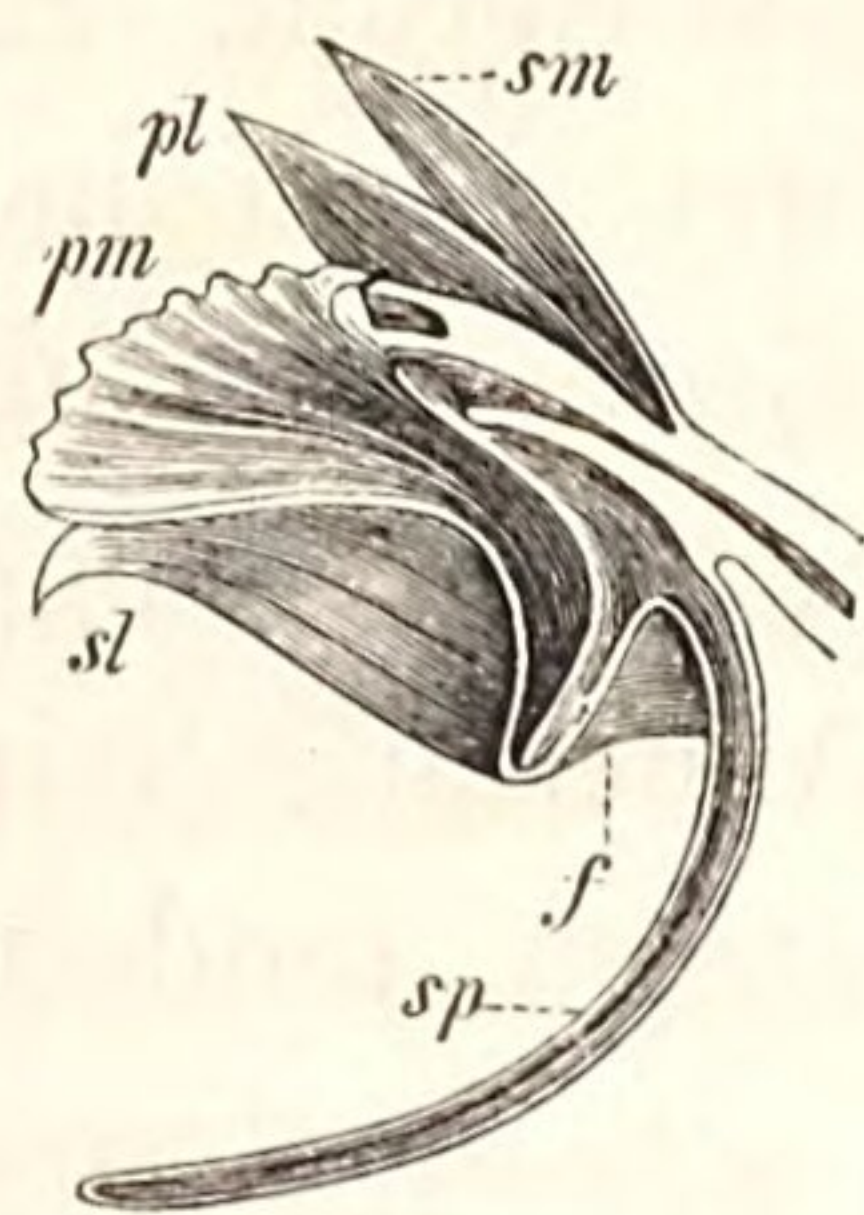


Fig. 17. *Limatodis labrosa*
Rehb. f. f Säulenfuß,
sp Sporn.

abwärts verlängert und erst an diesem Säulenfuß ist die Lippe mit schmalem Grunde elastisch beweglich angelenkt. Wir müssen demnach hier wohl annehmen, daß durch Flächenwachsthum einer eng begrenzten Stelle des Säulenfußes der Sporn als durchaus der Axe zuzurechnende Bildung entsteht, während die Grenze zwischen Axe und Lippe erst am unteren Ende des Fußes liegt. Daß zum

mindesten der obere Theil des Sporns zur Axe gehört, geht daraus hervor, daß, wie Fig. 17 zeigt, die paarigen Sepalen mehrere Millimeter weit an der Hinterkante des Sporns herablaufen, ähnlich wie bei *Dendrobium* u. f. w. am Säulenfuß. An Knospen von 8 mm Länge fand ich den Sporn schon deutlich entwickelt, während die Vorderwand desselben und die Lippe noch ziemlich eine gerade Linie bildeten — es entsteht also die zum Sporn rechtwinklige Axenverlängerung, welche den Lippenansatz vom Säulengrund abrückt, zuletzt.

Wir kommen jetzt zu den aus dem Säulenfuß und den paarigen Sepalen bestehenden Spornbildungen. Die Vermittlung zwischen ihnen und dem Kinn von *Lycaste* u. f. w. stellt das zu den *Oncidiinae* gehörige *Diadenium micranthum* Pöpp. Endl. her. Die labioskope Seite des Axenbechers ist hier in einen langen, zum Fruchtknoten etwa rechtwinkligen Säulenfuß ausgezogen, an dem die paarigen Sepalen herablaufen. Diese sind mit einander nur ganz unten verbunden, so daß Reichenbach¹⁾ die ganze Bildung als einen «spitzkegelförmigen, auf der Vorderseite bis gegen die Spitze geschlitzten absteigenden

¹⁾ Xenia. Bd. I., S. 13.

Sporn» beschreibt. Bei der nahe verwandten, von Benthams zu derselben Gattung gestellten *Chænanthe Barkeri* Ldl.¹⁾ da-

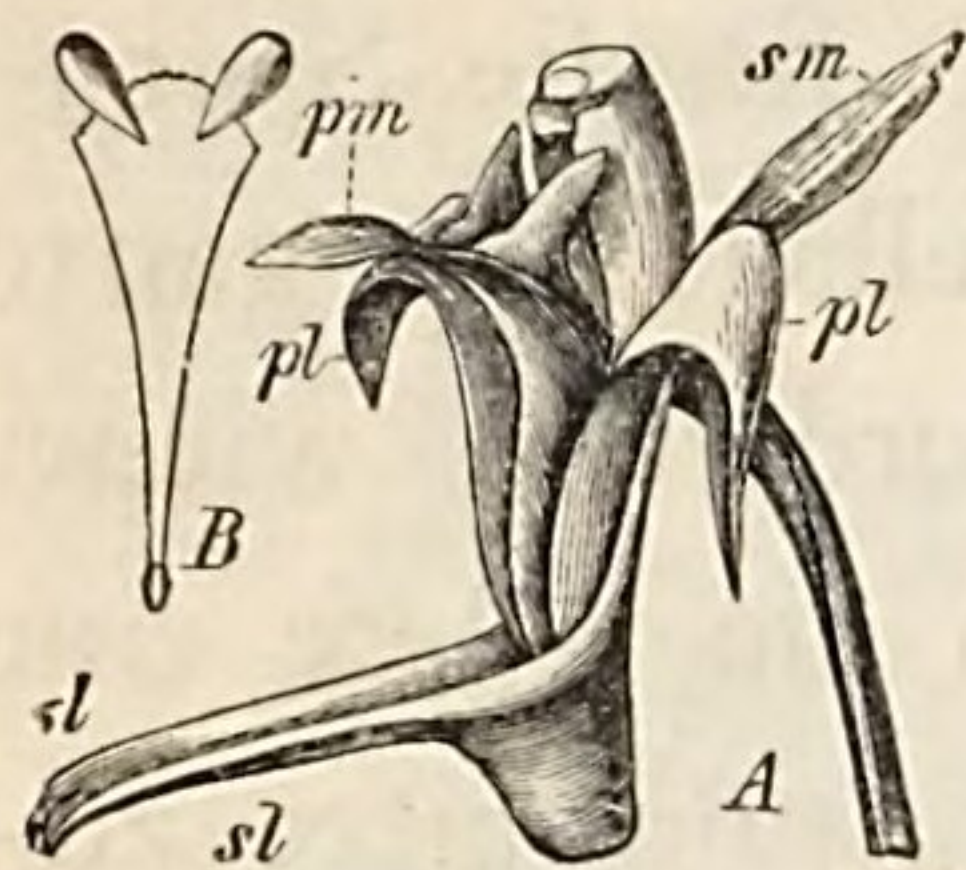


Fig. 18. *Chænanthe Barkeri* Ldl. A Blüte, B Pollinium.

gegen sind die schmalen paarigen Sepalen (*sl*) bis auf einen kleinen Einschnitt am Ende verwachsen. Es würde hier ein langer Sporn entstehen, wenn dieselben nicht nur mit schmalem Rande an der Säule herabliefen und dann als zweispitzige Zunge sich dazu rechtwinklig vorstreckten — so wird die Spornbildung auf einen kurzen Sack am Grunde des Säulenfußes beschränkt. Die Axennatur des letzteren tritt dabei noch dadurch deutlicher hervor, daß einmal die Petalen (*pl*) bis in den kurzen Sporn hinein demselben angeheftet sind und daß auch die Lippe (*pm*) am Grunde des Fußes, also im Sporn, entspringt.

Ähnliche Verhältnisse sind wohl ferner anzunehmen bei den Gattungen *Rodriguezia* R. Pav., *Scelochilus* Klotzsch, *Cryptocentrum* Benth.; jedenfalls verhält sich analog *Comparettia* Pöpp. Endl., von welcher Gattung mir frische Blüten von *C. macroplectron* Rchb. f. zur Verfügung standen.

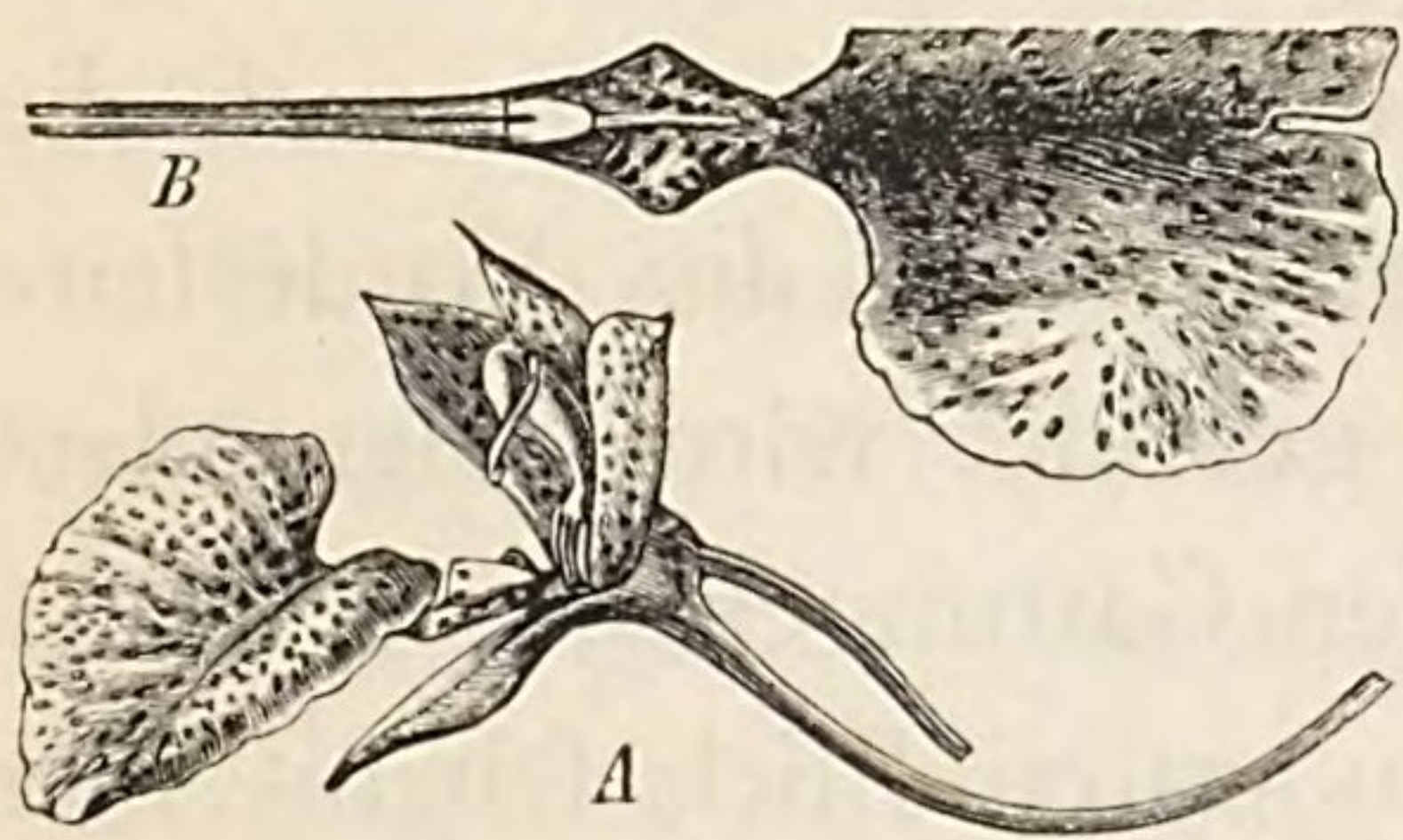


Fig. 19. *Comparettia macroplectron* Rchb. f. A Blüte, B Lippe von oben.

Die paarigen Sepalen sind hier zu einem breiten und spitzen Blatt verwachsen, das nur noch durch zwei stärker hervortretende Gefäßbündel seine binäre Natur verräth. Dasselbe bildet mit der Axe einen langen, am Ende entsprechend der binären Zusammensetzung deutlich zweispitzigen Sporn und wird die Zugehörigkeit von dessen Rückwand zur Axe auch hier dadurch erwiesen, daß die Petalen mit ihrem unteren Rande sich innerhalb des Sporns weit an dessen Rückseite

¹⁾ Benthams u. Hooker, *Genera plantarum*. III., S. 557.

hinabziehen, ja größtentheils auf dieser inserirt sind. Bemerkenswerth ist wohl auch die Thatfache, daß die Gefäßbündel der verwachsenen paarigen Sepalen vom Fruchtknoten in diese hinein nicht etwa in der Weise gelangen, daß sie die Spornmündung umziehen — vielmehr steigen dieselben die ganze Länge der Spornrückwand hinab und an der Vorderseite wieder hinauf, ganz entsprechend der Vorstellung, daß die erstere eine seitliche Axenausbreitung ist, an deren mit der Spornspitze zusammenfallendem Ende erst die Infertion der paarigen Sepalen stattfindet. Der Bündelverlauf ist also derselbe wie bei *Lycaste*, *Dendrobium* u. f. w., insoweit auch hier die Gefäßbündel für die am unteren Ende des Säulenfußes entspringenden Organe, bei den genannten Gattungen die Lippe, bei *Drymoda*, *Batemaniantha* Lippe und paarige Sepalen bis zum Ende des Säulenfußes absteigen und von hier aus in die betreffenden Blütenblätter eintreten. Es ist mir übrigens sehr wahrscheinlich, daß auch in vielen anderen Pflanzenfamilien der Sporn ähnlich zu deuten sein wird, doch würde es zu weit führen hierauf genauer einzugehen.

Viel verbreiteter als die zuletzt besprochenen Spornbildungen sind bei den Orchideen diejenigen, in welchen zwar auch die Rückseite aus einer Axenausbreitung besteht, die Vorderseite dagegen von dem unpaaren Petalum gebildet wird. Besonders ausgeprägt ist diese Erscheinung bei den Gattungen *Phajus* Lour., *Calanthe* R. Br., *Limatodis* Bl. Auf den ersten Blick scheint hier gar kein Säulenfuß vorhanden zu sein — die sämtlichen Sepalen und Petalen entspringen anscheinend in gleicher Ebene am oberen Rande des Fruchtknotens und der Sporn, in welchen die Lippenbasis ausgezogen ist, scheint dem Labellum allein zuzugehören. Untersucht man jedoch jüngere Blüten, so fällt zunächst die sehr späte Bildung des Sporns auf. Knospen von *Phajus cupreus* Rchb. f. mit centimeterlangen Sepalen zeigen äußerlich noch keine Spur davon; erst bei 17 mm Sepallenlänge tritt der Sporn

zwischen den paarigen äußeren Perigonblättern hervor und wächst rasch zu feiner definitiven Länge aus. Ein Längsschnitt der

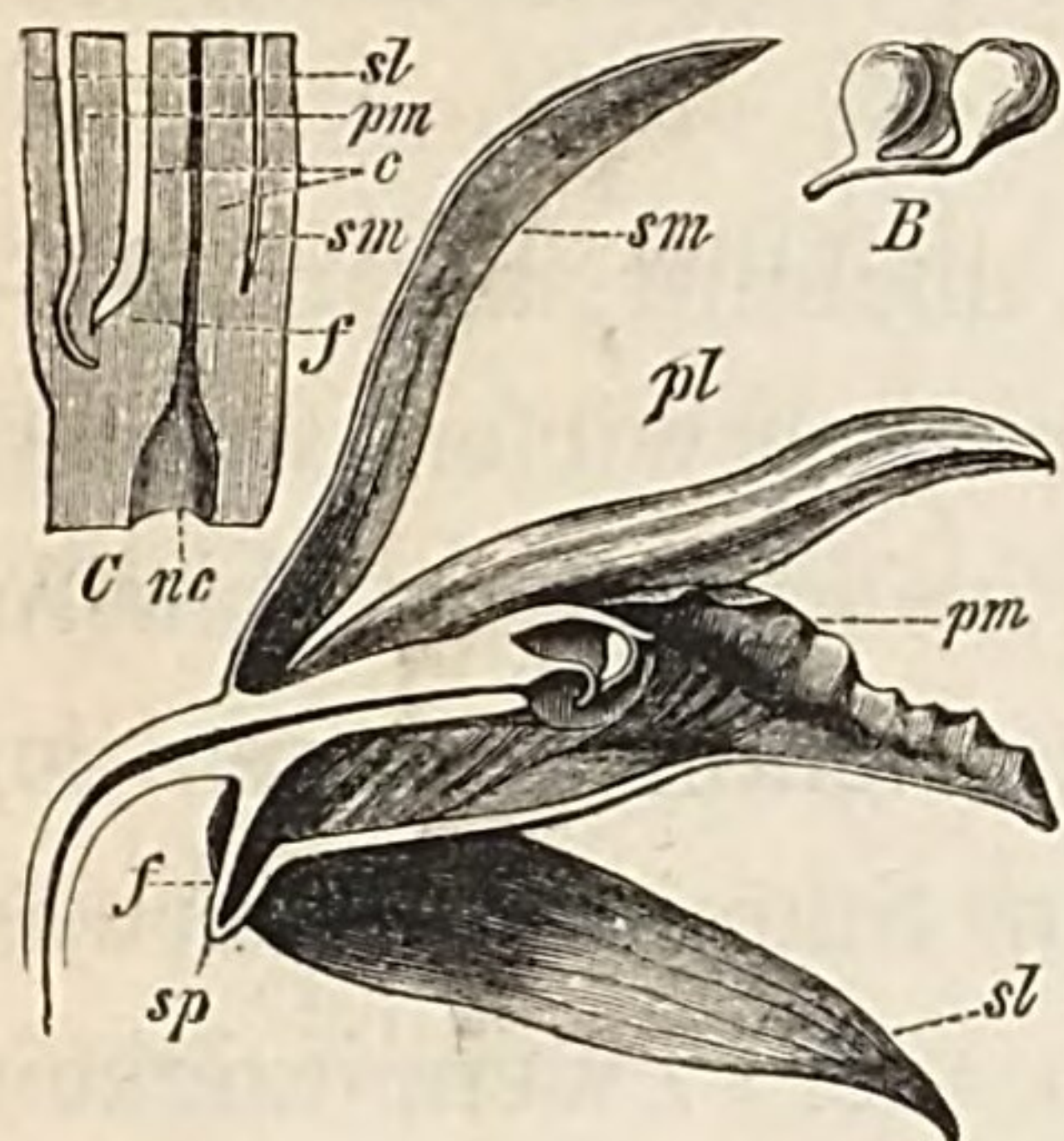


Fig. 20. A *Phajus Blumei* Ldl. Blütenlängsschnitt, B Pollinium, C *Ph. cupreus* Rchb. f., Knospenlängsschnitt, f Späterer Säulenfuß, nc Narbenkanal.

noch spornlosen Knospe hat, abgesehen von der erheblich weiter vorgeschrittenen Entwicklung aller Blütenblätter und der Säule, große Aehnlichkeit mit dem S. 37 gelegentlich der Entstehung des Säulenfußes besprochenen jungen Blüthe von *Dendrobium*. Auch hier ist zwischen Säule (c) und Lippe (pm) eine nach auswärts abfallende kleine Fläche (f) eingeschaltet, welche wir als einen Theil des oberen Frucht-

knotenrandes betrachten müssen. Noch wird dabei die Lippe vollständig von den paarigen Sepalen (sl) bedeckt. Indem aber die mit f bezeichnete Fläche sich schräg abwärts streckt und in den benachbarten Basaltheilen der Lippe ebenfalls intercalares Wachsthum eintritt, wird eine nach unten convexe Wölbung gebildet, welche die paarigen Sepalen aus einander drängt und zwischen ihnen weiter sich verlängernd zum Sporn auswächst.

Erwähnenswerth ist dabei, daß bei *Phajus*, *Calanthe* u. f. w. der Sporn an der Spitze deutlich zweitheilig ist, bei *Thunia* Rchb. f. sogar in eine abgeplattete verbreiterte Spitze ausgeht, welche durch eine unpaare Anzahl von Furchen in eine paarige Anzahl von Längswülsten zerlegt wird. Man könnte hier namentlich in den ersteren Fällen auf den Gedanken kommen, daß, wie der Sporn von *Comparettia* durch seine zwei Spitzen die Betheiligung von zwei Sepalen andeutet, so auch hier durch die Gabelung eine binäre Bildung des Labellums angezeigt werde. Ich erinnere daran, daß bekanntlich Darwin¹⁾ die

¹⁾ Fertilisation of Orchids. 1862. S. 291.

Behauptung aufgestellt hat, daß jedes Labellum einer Orchidee aus dem medianen Petalum und den beiden rechts und links davon stehenden Staminodien des äußeren Staubblattkreises verwachsen sei.

Es wird diese Hypothese im dritten Abschnitt als im Allgemeinen nicht mit den Thatfachen vereinbar erwiesen werden — aber auch in dem speciellen Fall von *Phajus* u. f. w. scheint mir die späte Entstehung der Spornspitze schon dagegen zu sprechen, daß dieselbe mit den gedachten Staminodien etwas zu thun hat. Ich möchte vielmehr in der Zweispitzigkeit des Sporns nur einen weiteren Ausdruck der Neigung des Labellums sehen paarige Seitenlappen zu bilden oder den Hauptlappen selbst durch einen tiefen Einschnitt in zwei Hälften zu theilen.

Andererseits giebt es Orchideen, bei welchen nicht allein ein zweispitziger Sporn sich findet, sondern außerdem noch in dessen Innern paarige Wucherungen vorkommen, welche vielleicht den Werth der erwähnten Staminodien haben könnten. Ich meine hier namentlich eine Anzahl von *Neottien*, bei welchen freilich noch die Betheiligung der Blüthenaxe an der vom Labellum ausgehenden Spornbildung bestimmter nachzuweisen bleibt, aber nach der Anheftung der einzelnen Theile, z. B. bei *Cystopus* Bl., sehr wahrscheinlich ist. Diese Formen haben bald dicht am Säulengrund, bald auf der Rückseite des meist zweispitzigen Sporns Gebilde, welche Blume¹⁾ als Staminodien gedeutet hat.

Wir wollen beginnen mit *Myrmechis glabra* Bl.²⁾. Hier treten nach Blume's Abbildungen dicht vor der Vorderfläche der Säule innerhalb der am Grunde kugelig aufgeblasenen Basis der Lippe zwei dünn gestielte, mit einem fleischigen zweilappigen Knopf endende «glandulae» auf, deren jede ein kräftiges Gefäß-

¹⁾ a. a. O. S. 59, 63.

²⁾ Ebenda. S. 65, Taf. 21.

bündel erhält, während ein dazwischenliegendes gleiches Bündel den Mittelnerv der Lippe darstellt. Hier stehen also Organe, welche ihrer Gestalt und ihrem Orte nach sehr wohl Staminodien sein können, noch ziemlich auf dem Rande des Axenbechers selbst. Daß dieselben zur Absonderung des Nectars dienen, kann keinen Grund gegen ihre Staminodiennatur abgeben, da sich diese Function auch sonst bei umgewandelten Staubblättern findet. Während bei *Myrmechis* diese Gebilde bezogen auf den Fruchtknoten aufrecht stehen, finden wir sie z. B. bei *Vrydagzynea gracilis* Bl.¹⁾ zwar ebenfalls dicht am Säulengrunde inserirt, aber in den Sporn herabhängend, bei *V. uncinata* Bl.²⁾ trennen sie sich dann bei derselben Stellung und ausgesprochener Staminodienform erst in der Mitte der Spornlänge von der Rückwand desselben ab, welcher sie bis dahin angewachsen zu sein scheinen. Bei *Anectochilus Roxburghii* Bl.³⁾ kommen dieselben Gebilde bald an der gleichen Stelle, bald noch tiefer herabgerückt vor; sie sind hier kürzer und dicker gestielt, ihr Ende ist breiter und in mehrere krause Lappen zertheilt. Ganz am tiefsten Punkte des Säulenfußes eingefügt finden sich dann bei *Cystopus uniflorus* Bl.⁴⁾ neben dem Lippenansatz zwei hohle Blasen, deren jede einen kurzen fleischigen Fortsatz umschließt, den Blume ebenfalls als Staminodium bezeichnet.

In noch größerer Reduction erscheinen analoge Bildungen bei *Anectochilus regalis* Bl.⁵⁾, *A. Reinwardtii* Bl.⁶⁾, *Cheirostylis montana* Bl.⁷⁾, *Zeuxine integerrima* Bl.⁸⁾, *Heteria* Bl.⁹⁾. Der Stiel verschwindet hier mehr und mehr, es bleiben dem verlängerten Säulenfuß aufsitzende paarige zwei- oder mehrlappige Gebilde, deren staminodiale Natur nur noch aus der Analogie gefolgert werden könnte.

¹⁾ Ebenda. S. 60, Taf. 17 E.

²⁾ » S. 63, Taf. 17 F.

³⁾ » S. 42, Taf. 12 b 8.

⁴⁾ » S. 69, Taf. 23 G.

⁵⁾ » S. 42, Taf. 17 B.

⁶⁾ Ebenda. S. 40, Taf. 12 b 16.

⁷⁾ » S. 45, Taf. 13, 7.

⁸⁾ » S. 55, Taf. 23 C.

⁹⁾ » S. 84, Taf. 33, 35.

Bei einigen anderen nahe verwandten Gattungen rücken dann die kräftig entwickelten fraglichen Organe weiter auseinander. Dies ist schon einigermaßen der Fall bei *Odontochilus flavescens* Bl.¹⁾, wo sie in der Gestalt ziemlich kräftiger, an der Spitze rückwärts eingekrümmter Fortsätze erscheinen, in viel höherem Maße bei *O. lanceolatus* Bl.²⁾ und *Cystorchis javanica* Bl.³⁾, wo sie wie bei *Cystopus* in besonderen, aber am oberen Ende des Sporns stehenden Blasen eingeschlossen sind, sowie bei *Zeuxine purpurascens* Bl.⁴⁾, wo sie einfach am Rande des weitbauchigen unteren Theils der Lippe erscheinen. Derselbe ist durch eine tiefe Einschnürung vom dreieckigen Endlappen der Lippe getrennt und man wäre hier gezwungen nur den letzteren als unpaares Petalum zu deuten, wenn man nicht eine Anwachsung der Staminodialstiele an den Grundtheil der Lippe annehmen will. Mit ihrer Basis tiefer am Säulenfuß eingefügt und rückwärts, also mit dem bisweilen zweitheiligen Endknopf aufwärts gewandt, finden wir endlich analoge Bildungen von wieder recht staminodialeem Aussehen bei *Zeuxine clandestina* Bl.⁵⁾ und *Haplochilus parviflorus* Bl.⁶⁾, — bei letzterer Art liegt der Ansatzpunkt der nach dem Lippengrund gerichteten Auswüchse nach Blume's Abbildung so weit auf der Lippe, daß man Zweifel an der staminodialen Natur der ersteren kaum unterdrücken kann.

Wir müssen eben bei der Deutung so fraglicher Gebilde immer im Auge behalten, daß selbst, wenn dieselben sicher auf der Axe inserirt sind, damit allein ihre Dignität als rudimentäre Staubblätter nicht erwiesen ist, da vielfach die Axe discoidale Wucherungen entwickelt, die ganz spät entstehen und mit Staminodien nichts zu thun haben. Nur die Entwicklungsgeschichte wird hier weitere Aufklärung geben können.

¹⁾ Ebenda. S. 66, Taf. 29.

²⁾ » S. 67, Taf. 36 A.

³⁾ » S. 75, Taf. 24.

⁴⁾ Ebenda. S. 58, Taf. 23 E.

⁵⁾ » S. 57, Taf. 39, 4.

⁶⁾ » S. 73, Taf. 39.

Wenn bei den eben behandelten Formen die Vermuthung der Anwesenheit von Staminodien durch besondere Anhänge im Innern des Sporns erregt wird, so tritt dieselbe Frage in den nun zu besprechenden Gattungen dadurch hervor, daß die Lippe mehr oder minder scharf in einen beweglich angegliederten Endlappen und zwei nicht beweglich angefügte Seitenlappen zerfällt, welche letzteren, falls sie sich unmittelbar dem herablaufenden Säulenfuß anheften, also direct auf der Axe sitzen, für besondere Phyllome gehalten werden könnten, während andererseits doch Manches für ihre Zugehörigkeit zum medianen Petalum spricht. Es sind hier zwei Gruppen zu erwähnen.

Die erste umschließt die einheimischen Gattungen *Limodorum* Sw., *Cephalanthera* Rich. und *Epipactis* R. Br. Unser *L. abortivum* Sw. schließt sich im Bau seines 2 cm langen, allerdings nicht zweispitzigen Sporns an *Phajus* an, doch endet derselbe nach oben mit einer Erweiterung, welche in der Mitte in den undeutlich angegliederten Endlappen der Lippe, rechts und links davon in zwei schwach entwickelte Seitenlappen ausläuft. Auch hier tritt der Sporn erst an centimeterlangen Knospen zwischen den paarigen Sepalen hervor. Bei Knospen von 5 mm Länge ist derselbe noch in keiner Weise angedeutet, — dann streckt sich wie bei *Phajus* ein kleiner Theil des Axenbecherrandes horizontal nach außen, worauf durch intercalares Längenwachsthum eines aus Axe und Labellum gebildeten Ringes die so entstandene Spornspitze immer tiefer abwärts gerückt wird.

An der fertigen Blüthe von *Cephalanthera rubra* Rich. ist zunächst jedenfalls ein kurzer absteigender Säulenfuß vorhanden. Ihm schließt sich ein Sack von zarter Consistenz an, gewissermaßen ein sehr kurzer und weiter Sporn, der rechts und links in zwei breite Seitenlappen ausgeht, die bei der genannten Art etwas mit der Säule verwachsen, bei *C. grandiflora* Bab. davon frei sind, — zwischen ihnen ist der Endlappen so angegliedert, daß er leicht auf und ab bewegt werden kann. Wenn wir

hier die Mittellinie des Ganzen bis zum Ansatz des Endlappens zum Säulenfuß rechnen, so könnten die Seitenlappen als besondere Blättchen oder als Wucherungen der Axe, der Endlappen allein als medianes Petalum gedeutet werden. Die jüngsten Stadien der Blüthe habe ich hier leider noch nicht untersuchen können; — an 4 mm langen Knospen von *C. rubra* sitzt der spätere Endlappen fast unmittelbar auf dem Fruchtknotenrand auf, dazwischen ist nur ein äußerst niedriges, seitlich in die noch sehr kleinen Seitenlappen sich fortsetzendes Gewebestück vorhanden; der ganze Sack ist somit noch nicht gebildet. Erst an fast 2 cm langen, lebhaft roth gefärbten Knospen erfolgt unterhalb des Endlappens eine starke Streckung, durch welche der Sack nachträglich eingeschaltet wird. Wenn ich nun aber auch als sicher betrachte, daß dessen kurze, nach dem Fruchtknoten gewandte hintere Seite durch eine Streckung der Axe selbst entsteht, so muß ich es dagegen späterer Untersuchung überlassen zu entscheiden, ob sich der Säulenfuß bis zum Ansatz des Endlappens fortsetzt, oder ob die Abrückung des letzteren von seiner ursprünglichen Stelle nur durch ein intercalares Wachsthum des Lippengrundes stattfindet, mit anderen Worten, ob der oben erwähnte niedrige Streifen noch zur Axe oder schon zum medianen Petalum gehört. Im letzteren Falle fiel natürlich jede Ursache fort, die Seitenlappen als Staminodien zu deuten.

Bei *Epipactis palustris* Crantz läuft, während von einem Sporn seiner Gestalt nach kaum mehr gesprochen werden kann, vom Säulengrund aus ein nach oben concav gekrümmtes, ziemlich fleischiges Band, welches Nectar abscheidet¹⁾, bis zum Ansatz des beweglichen Endlappens, während den Seiten des ersteren die von der Säule und vom Endlappen freien dreieckigen Seitenlappen ansitzen; — der Anschein spricht somit für einen

¹⁾ Irmisch, Bemerkungen über die Epipactis-Arten der deutschen Flora. Linnæa, Bd. 16. 1842. S. 446.

weit vorgestreckten Säulenfuß, welcher bis zur Infertion des Endlappens reicht. Bei *E. atrorubens* Rchb. ist der untere Theil der Lippe fast kugelförmig gestaltet, grün gefärbt und von ziemlich gleichmäßig fleischiger Substanz, die Gliederung mit dem Endlappen ist minder deutlich, die Seitenlappen sind auf zwei kurze rothe Läppchen dicht am Ansatz des ersteren reducirt, die Abfonderung des Nectars geschieht auf der ganzen Innenfläche. Ein Längsschnitt der Blüthe zeigt auch hier den unmittelbaren Uebergang des fleischigen Säulengrundes in die ebenfalls fleischige Substanz des krugförmigen Gebildes. Dasselbe entsteht auch hier durch Einschaltung, aber früher als bei *Cephalanthera* — ganz junge Entwicklungsstadien habe ich nicht gesehen.

Bemerkenswerth ist, daß bei pelorisch ausgebildeten Blüthen von *E. latifolia* Rchb., welche Irmisch¹⁾ beschrieben hat, der ganze hohle untere Theil des Labellums fehlte, so daß also in solchen Fällen die Einschaltung unterbleibt und wirklich der Endlappen allein die Lippe darstellt. So sehr dies aber auch dafür spricht, daß derselbe auch sonst allein das mediane Petalum ist, der krugförmige untere Theil dagegen einem Säulenfuß entspricht, so möchte ich doch die Entscheidung darüber noch aufschieben, bis eine vollständige Entwicklungsgeschichte der Blüthe vorliegt, um so mehr als Irmisch²⁾ Monstrositäten beobachtet hat, an welchen die Gliederung der Lippe sehr verringert und nur durch eine schwache Verschmälerung angedeutet war.

Die zweite in Betracht kommende Gruppe ist die der spornbildenden *Sarcanthinae*. Auch hier geht der Sporn von der Lippe aus und ist eine ganz späte Bildung, — so tritt er z. B. bei *Vanda teres* Ldl. erst an Blüthen mit centimeterlangen Sepalen zwischen denselben hervor. Daß die Axe betheiligt

¹⁾ a. a. O. S. 426.

²⁾ a. a. O. S. 429.

ist, habe ich zwar entwicklungsgeschichtlich aus Mangel an geeignetem Material nicht feststellen können, es ist aber dadurch sehr wahrscheinlich, daß bei den *Sarcanthinae* der Säulenfuß meistens stark ausgebildet ist. So werden bei *Gunnia picta* Ldl. Lippe und paarige Sepalen ganz wie bei *Batemaniania* (Fig. 12) durch eine Axenstreckung weit abgerückt, während bei *Aeranthus Arachnites* Ldl.¹⁾ die letzteren in derselben Weise an dem in den kurzen Sporn ausgehenden Säulenfuß herablaufen, wie es bei *Dendrobium* u. f. w. geschieht. Einen sehr interessanten Bau zeigt auch die Blüte von *Aerides Vandarum* Rchb. f. Nur das

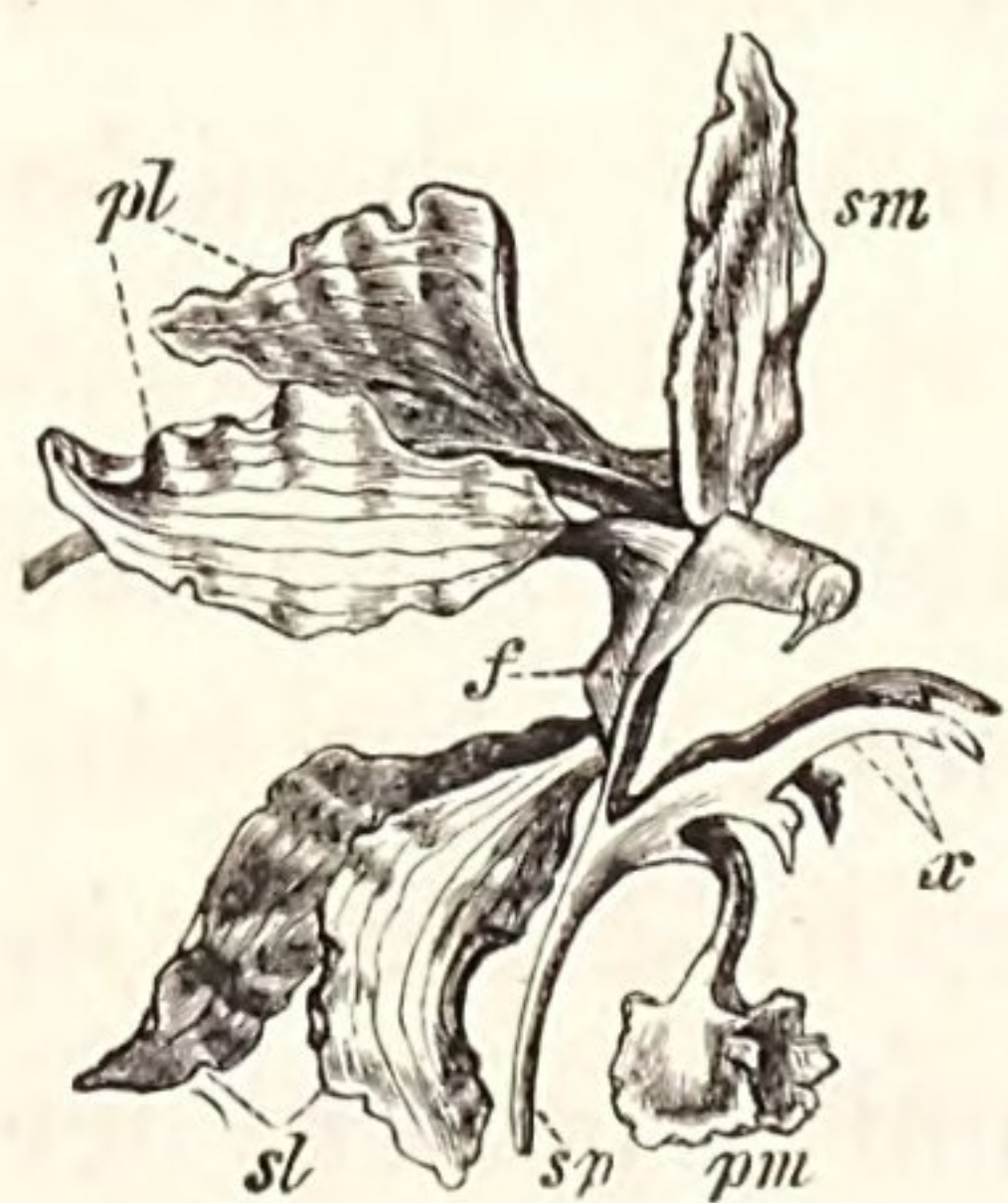


Fig. 21. *Aerides Vandarum*
Rchb. f.

mediane Sepalum (*sm*) ist normal am Fruchtknotenrand angeheftet, die paarigen Petalen (*pl*) ziehen sich weit an dem Säulenfuß (*f*) herab, endlich die paarigen Sepalen (*sl*) sind von den medianen weit abgerückt und ausschließlich am Fuß inseriert; ebenso verhält sich die Lippe (*pm*). Betrachten wir den Sporn als analog demjenigen von *Phajus* gebildet, so würde die einseitige

Axenausbreitung auch hier sich in die Rückwand des Sporns fortsetzen. Ähnliche Structur, aber einen viel weiteren Sporn,

zeigt *Aerides odoratum* Lour. — die paarigen Sepalen (*sl*) sitzen hier gewissermaßen auf dem Sporn selbst.

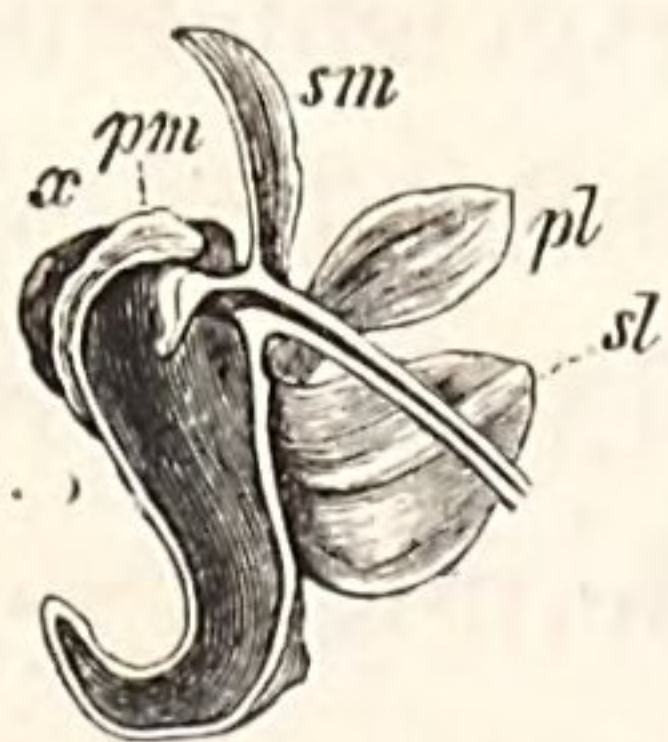


Fig. 22. *Aerides odoratum* Lour. Blüten-
längsschnitt.

Daß die mit *x* bezeichneten Bildungen Staminodien seien, ist wohl kaum anzunehmen, da sie doch sehr als Seitenlappen der Lippe erscheinen. Doch kommen sie auch freier vom

Endlappen vor, so z. B. bei *Aerides Fieldingii* Ldl., wo der letztere senkrecht zum Säulenfuß als freies ganzes Blättchen sich vorstreckt, während die den *x* entsprechenden Gebilde als

¹⁾ Botan. Magaz. t. 6034.

niedrige rothe Platten ganz dem Säulenfuß aufsitzen. Auch *Vanda tricolor* Rchb. f. ist hier zu erwähnen, insoweit auch bei

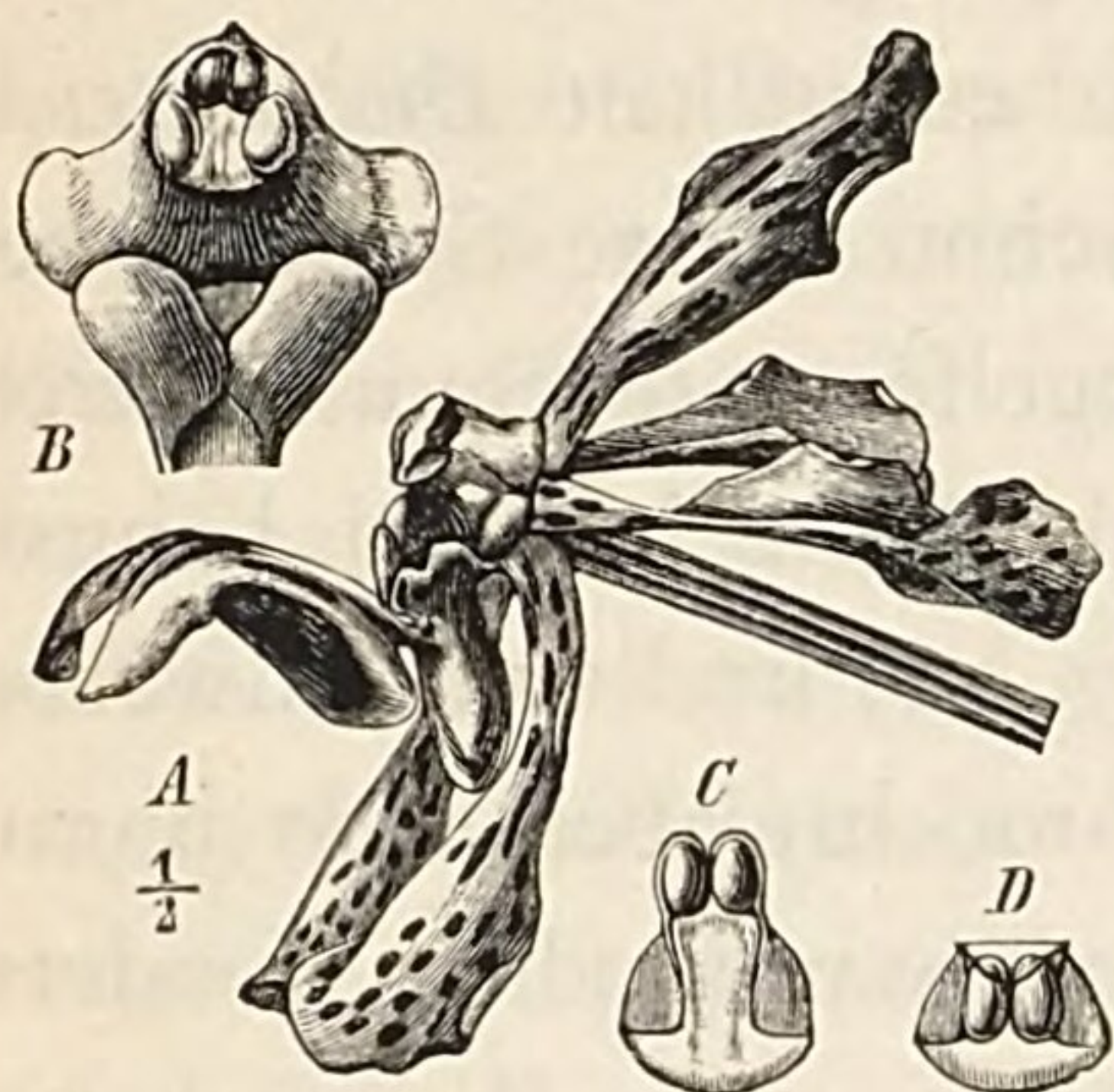


Fig. 23. *Vanda tricolor* Rchb. f.
A Blüthe, B Säulen- und Lippengrund von vorn, C, D Pollinien.

ihr die halbrunden Seitenlappen von dem zweitheiligen Endlappen stark abgesetzt sind und sich mehr dem Sporn anschließen. Wenn aber auch dessen Rückwand zur Axe gehörte, so wäre damit noch nicht erwiesen, daß diese Seitenlappen nicht Theile des medianen Petalums sind.

Bei anderen *Sarcanthinae* treten dann diese Seitenlappen mehr und mehr zurück und verschwinden

endlich ganz bei den Gattungen mit ungetheilte Lippe. Von diesen verhalten sich einige, wie *Angrecum* Thou., *Mystacidium* Ldl., *Schænorchis* Bl. u. f. w., ganz wie *Phajus*, nur erreicht der Sporn oft eine bedeutende Länge (30 cm bei *A. sesquipedale* Thou.), erweitert sich nach unten blasenförmig (*A. vesicatum* Ldl.), oder krümmt sich noch stärker als bei *Aerides* aufwärts (*Schænorchis*). In anderen Fällen ist das ebenfalls ungetheilte oder schwach zweilappige Labellum viel kleiner und erscheint als ein auf dem

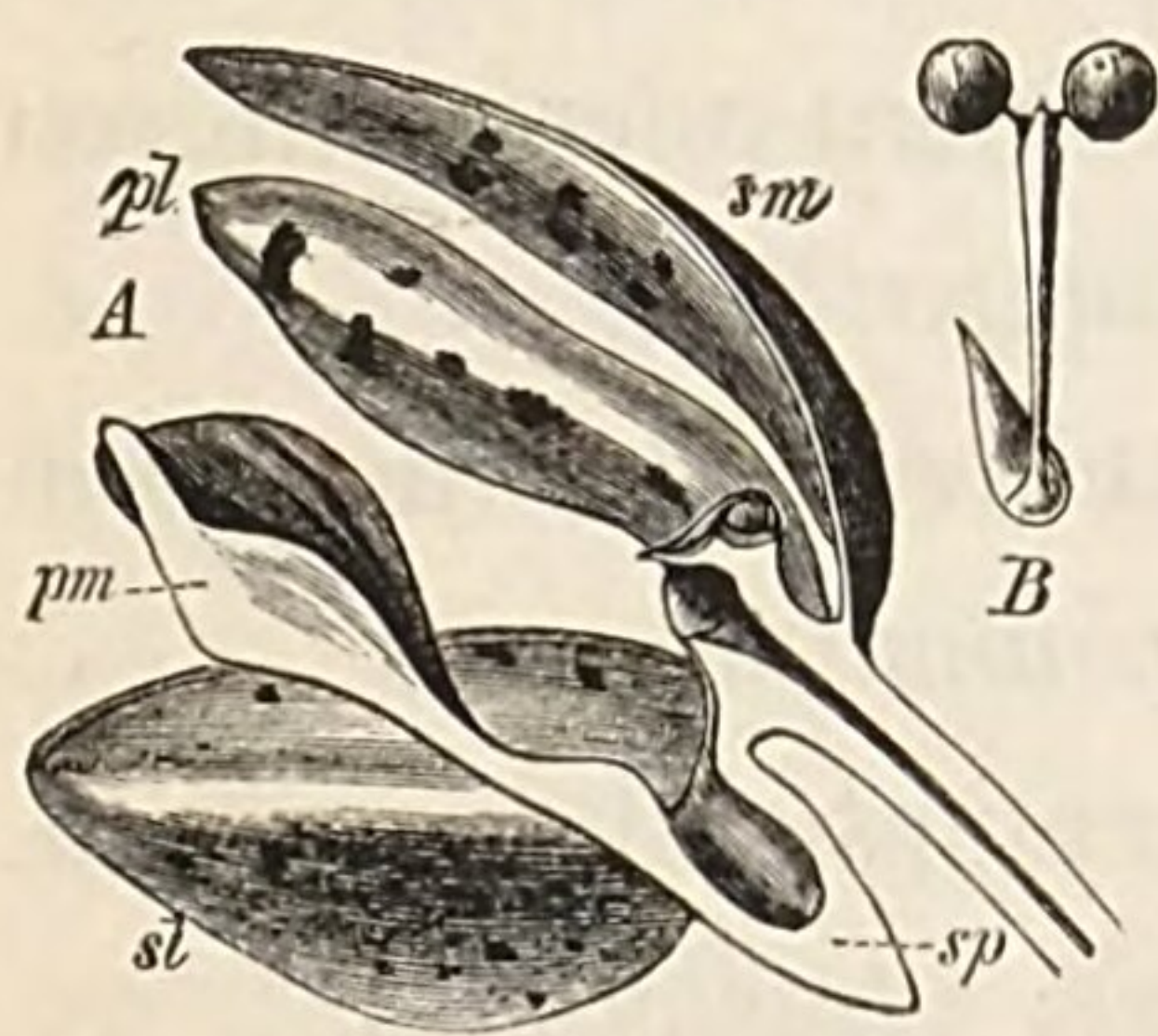


Fig. 24. *Saccolabium giganteum* Ldl.
A Blütenlängsschnitt, B Pollinium.

Vorderrande des Sporns angeheftetes, gerade vorgestrecktes (Fig. 24) oder rechtwinklig zurückgebogenes Blättchen (*Rhynchostylis* Bl., *Saccolabium* Bl.). Ich glaube auch hier die Rückwand des Sporns zur Axe rechnen zu sollen.

Bei *Cleisostoma* Bl. ragt von dieser Seite her eine fleischige Platte in den Hohlraum des Sporns vor und verschließt theilweise dessen Mündung — wir dürfen diese Bildung, wie mancherlei sonst z. B. bei *Sarcanthus* Ldl. auf der Spornrückwand vorkommende

Auswüchse, wohl mit der bei *Dendrobium* S. 39 erwähnten Platte vergleichen, die auch als Axenwucherung gedeutet wurde.

Andererseits ist auch hier eine Neigung zur zweitheiligen Gestaltung des Sporns vorhanden. So entwickelt *Diplocentrum* Ldl. am Lippengrunde zwei ganz getrennte kurze Sporne, bei *Sarcanthus* ist der cylindrische oder kegelförmige Sporn durch eine auf dessen Vorderseite einspringende Platte in zwei Längshälften getheilt, bei *Aerides odoratum* (Fig. 22) sind zwei schwache seitliche Ausfackungen vorhanden. Ich möchte aber auch hierin keinen Beweis für die Anwesenheit von Staminodien, sondern nur eine Folge der Neigung des Labellums zur Zweispaltung seiner Fläche (vgl. Fig. 23) sehen.

Ehe wir die Spornbildungen der Orchideen verlassen, sei hier noch eine Uebersicht derselben gegeben, welche wohl auch auf andere Pflanzenfamilien Anwendung finden dürfte.

1. Reine Axensporne (ganz aus der Axe gebildet):
 - a) im unterständigen Fruchtknoten eingefenkt: *Epidendrum*, *Laelia*, *Cattleya* u. f. w.
 - b) in der Kinnbildung verborgen: *Dendrobium*.
 - c) ganz frei: *Limatodes labrosa*.
 2. Halbaxensporne (nur an der Rückseite aus der Axe, an der Vorderseite aus Blütenblättern gebildet):
 - a) Kelchaxensporn (Vorderseite von einem oder mehreren Sepalen gebildet): *Chaenanthus*, *Compactia*.
 - b) Kronaxensporne (Vorderseite von einem oder mehreren Petalen gebildet): *Phajus*, *Saccolabium*.
 - c) ? Kronstaminalsporne (Vorderseite wie bei den vorigen, außerdem Staubblätter betheiligt): *Anectochilus*.
 3. Reine Blattsporne:
 - a) Kelchsporne (nur von einem oder mehreren Sepalen gebildet): *Disperis*.
 - b) Kronsporne (nur von einem oder mehreren Kronblättern gebildet): *Huttonaea*, *Coryanthes*.
-

c) Hypochilium, Mesochilium, Epichilium.

Bereits bei Besprechung der Spornbildungen aus dem weit herablaufenden Säulenfuß und angrenzenden Perigonblättern haben wir eben Fälle kennen gelernt, in welchen die Axe mit der Lippe in nähere Verbindung tritt, so daß die Grenze zwischen beiden nur auf Grund besonderer Erwägungen und entwicklungsgehistorischer Studien gezogen werden kann. Dieselbe Frage ist zu beantworten bei einer großen Reihe von Orchideen, deren Labellum zwar keinen Sporn, aber eine eigenthümliche Gliederung besitzt. Man hat in diesen Fällen an der Lippe unterschieden 1. das Hypochilium, einen dem Säulengrund unmittelbar sich anschließenden stielförmigen oder concaven Theil, 2. das Mesochilium, einen mittleren Abschnitt, der gewöhnlich seitlich zwei Ausbreitungen verschiedener Form bildet und außerdem meistens auf seiner oberen Fläche ein mittleres sehr mannigfaltig geformtes Gebilde trägt, 3. das Epichilium, ein meist flaches, selten concaves, einfaches oder gelapptes Endstück, welches oft in Consistenz und Farbe mit den paarigen Petalen besser übereinstimmt als Hypo- und Mesochilium.

Wenn man nun diese Bildungen vergleicht mit dem so sehr entwickelten Säulenfuß, wie er z. B. bei *Drymoda* die Sepalen und die Lippe von den übrigen Perigonblättern entfernt, so drängt sich unwillkürlich der Gedanke auf: Haben wir es hier vielleicht mit einem ähnlichen stark entwickelten Säulenfuß zu thun, welcher dem Hypochil oder diesem und dem Mesochil entspricht, während vielleicht nur das Epichil die eigentliche Lippe, das mediane Petalum darstellt? Es schließt sich daran weiter die Frage: Entsprechen nicht etwa die drei Anhänge des Mesochils den drei Staminodien, welche nach dem Diagramm unmittelbar vor und dicht neben dem Labellum zu erwarten sind?

An sich hat diese Auffassung viel Verlockendes, insofern sie eine neue einfache Beziehung zwischen dem Bau und dem Diagramm der Orchideenblüthe herstellen würde. Aber das genügt natürlich nicht — wir müssen vielmehr diesen Gedanken auf seine Berechtigung prüfen und zwar einmal durch Vergleichung der hier in Betracht kommenden Blüthenformen und zweitens, soweit möglich, durch Zuziehung der Entwicklungsgeschichte.

Des kürzeren Ausdrucks wegen wollen wir dabei unter Beibehaltung der Ausdrücke Hypochil, Mesochil u. f. w. für die Anhangsgebilde des letzteren besondere Benennungen einführen. Es sollen das unpaare Anhängfel auf der oberen Fläche des Mesochils als Mesidium, seine seitlichen Begleiter als Pleuridien bezeichnet werden.

Zu besprechen sind hier einmal die spornlosen *Sarcanthinae* und dann die von Reichenbach¹⁾ als *Eborilingues* zusammengefaßten Formen. Um die Bezeichnungen durch Beziehung auf ein bekanntes Object verständlicher zu machen, würde z. B. bei der hierher zu stellenden Gattung *Stanhopea* der schuh- oder becherartige Untertheil der Lippe das Hypochilium, der darauf folgende schmale Abschnitt das Mesochilium darstellen, welches dann eine mittlere starke Anschwellung, das Mesidium, und zwei große Hörner, die Pleuridien trägt. Der zwischen den Hörnern stehende Endlappen endlich wäre das Epichilium.

Wir beginnen mit der vergleichenden Darstellung der ausgebildeten Blüthen bei den *Sarcanthinae*. Daß in dieser Gruppe, soweit in ihr Spornbildung stattfindet, ein stark entwickelter Säulenfuß vorkommt, ist im vorigen Abschnitt bewiesen worden; ich erinnere nur an *Aerides Vandarum* (Fig. 21). Unter den spornlosen Gattungen derselben, durch ihre monopodiale Stamm-entwicklung sehr natürlichen Gruppe giebt es zwar einige, wie *Luisia* Gaud., welche gar keinen Säulenfuß haben sollen. Bei

¹⁾ Xenia. Bd. I., S. 109.

der großen Mehrzahl der Genera ist derselbe dagegen entschieden vorhanden und sind auch die Formen mit Sporn und ohne solchen durch mancherlei Uebergänge verbunden. So wird der beistehend abgebildeten *Fieldia lissochiloides* Gaud. von Benthams ein *Labellum ecalcaratum* zugeschrieben — die Vergleichung mit Fig. 23 er-

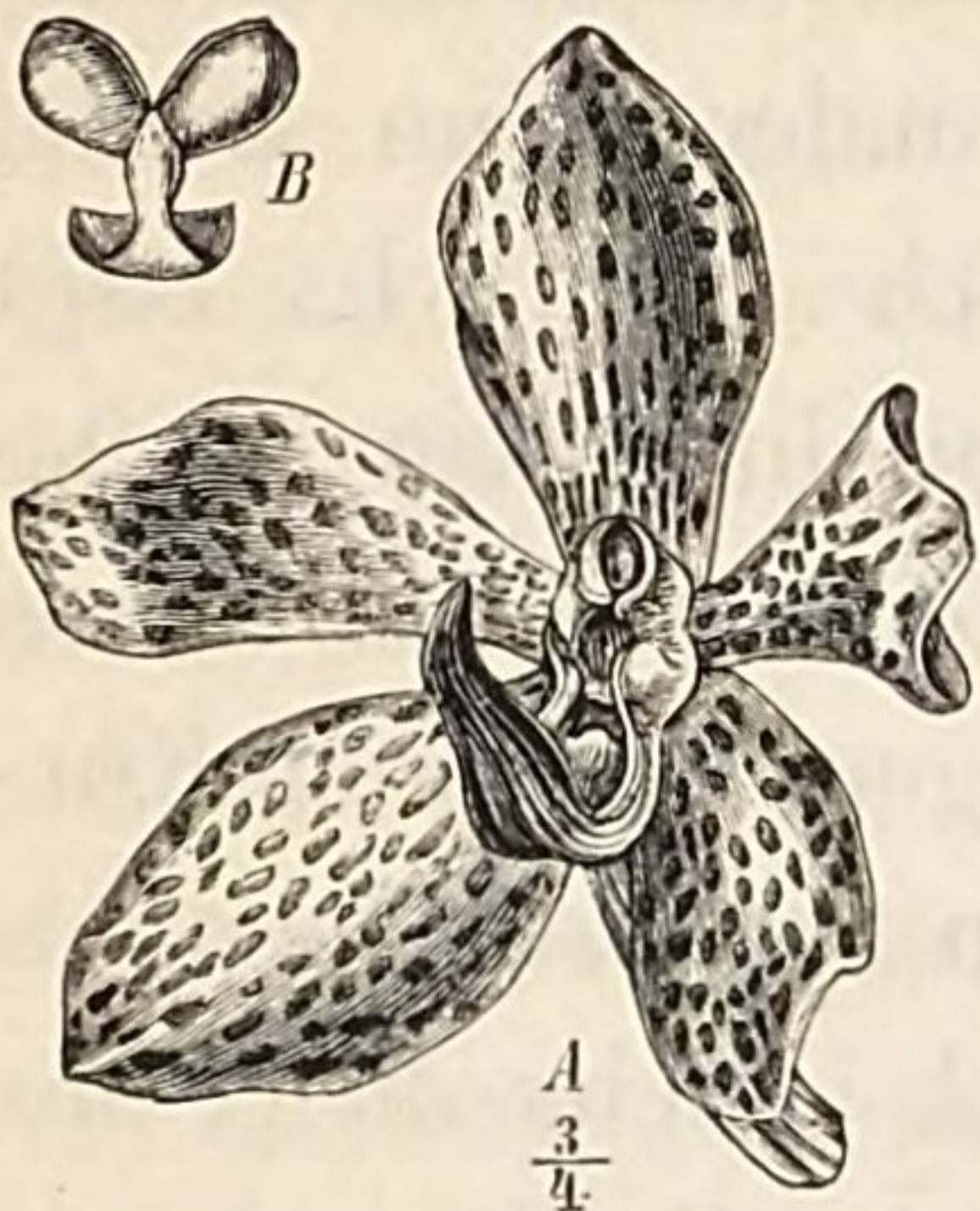


Fig. 25. *Fieldia lissochiloides* Gaud.
A Blüte, B Pollinium.

giebt aber sofort die Analogie der schwachen sackartigen Vertiefung am Grunde der Lippe mit dem Sporn von *Vanda*, und auch die fleitlichen Bildungen zwischen Säulenfuß und dem Endlappen des Labellums sind angedeutet. Aber auch rein spornlose Gattungen lassen den ersteren deutlich erkennen. So zeigt z. B. *Chiloschista usneoides* Ldl. uns etwa an *Batemanina* (Fig. 12) erinnernde Verhältnisse, indem Lippe und paarige Sepalen

am Grunde des langen absteigenden Säulenfußes eingefügt sind, während die paarigen Petalen sich auf dessen Seitenrändern inferieren, so daß nur das Mediansepalum normal auf dem Fruchtknotenrande steht. Bei *Doritis pulcherrima* Ldl. laufen die paarigen Sepalen ähnlich wie bei *Acrochæne* (Fig. 11) am Säulenfuß herab, während dessen Ende die Lippe trägt. Diese letztere besitzt bei *Chiloschista* einen kleinen mittleren und zwei große flache fleitliche Lappen, bei *Doritis* ist sie ebenfalls dreilappig, außerdem sind aber zwischen ihr und dem Unterrande der Sepalen noch zwei spitze, von dem dreilappigen Endstück ziemlich weit abgerückte fleitliche Blättchen (Pleuridien) vorhanden, zwischen welchen eine auf der Fläche der Fortsetzung des Säulenfußes inferierte mehr fleischige mittlere Bildung (Mesidium) erscheint. Das Vorhandensein eines Säulenfußes ist in beiden Gattungen nicht zweifelhaft — nur darüber kann man verschiedener Meinung sein, wo die Grenze zwischen ihm und dem medianen Petalum zu ziehen ist und ob dem entsprechend die eben erwähnten Anhängsel zu diesem gehören oder nicht.

Nahe verwandt mit *Doritis* ist dann die Gattung *Phalænopsis* Bl. Beginnen wir mit *Ph. amabilis* Bl., so tritt gegenüber *Doritis* zunächst der Unterschied hervor, daß die großen paarigen Sepalen (*sl*) nur eine ganz kurze Strecke an einer Verlängerung der Säulenbasis nach unten herablaufen. Dann schließt sich ein von

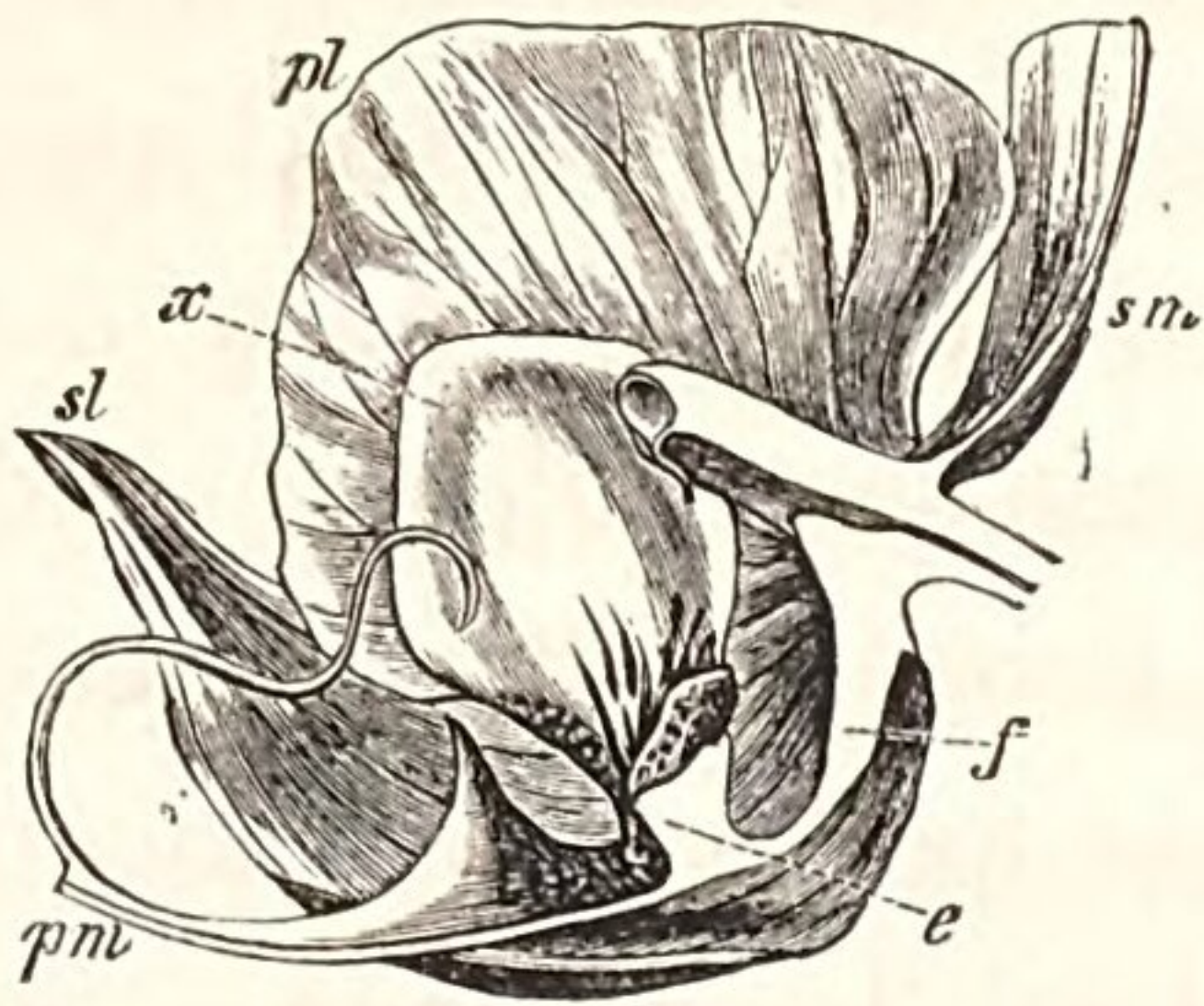


Fig. 26. *Phalænopsis amabilis* Bl.
Blüthenlängsschnitt, *f* Säulenfuß, *x* Pleu-
ridien, *e* Mesidium.

seitlichen Organen freies Band (*f*) an und wendet sich, erst schmaler, dann wieder breiter werdend, nach vorn. Es trägt schließlich rechts und links ein großes blattartiges Gebilde (*x*) und auf seiner Fläche einen fleischigen, unpaaren Körper (*e*), der nach oben fattelartig begrenzt ist. Endlich fügt sich jenseits dieser drei Gebilde der pfeilförmige Endlappen (*pm*) an, welcher in zwei langen Geißeln und in ein dazwischen stehendes kurzes Spitzchen ausläuft.

Vergleichen wir mit *Doritis*, so stimmt die dreitheilige Bildung am Ende der Lippe in beiden Fällen überein, ebenso aber sind die drei vorhergehenden seitlich und oben auf der Verlängerung des Säulenfußes inserirten Gebilde analog. Diese Analogie wird noch größer, wenn wir *Phalænopsis antennifera* Rchb. f., *Ph. Lowii* Rchb. f., *Ph. equestris* Rchb. f. (*Ph. rosea* Ldl.) und *Ph. violacea* Rchb. f. zum Vergleich herbeiziehen. Ueberall ist vor dem hier einfachen Endlappen der «Lippe» eine unpaare verschiedenartig gestaltete Erhabenheit zugleich mit zwei seitlichen blattartigen, bei *Ph. antennifera* mehr keulenförmigen Bildungen vorhanden, außerdem aber zeigt sich eine große Verschiedenheit in der Anheftung der paarigen Sepalen. Während dieselben bei *Ph. amabilis* nur ganz wenig auf den Säulenfuß herablaufen, reicht ihre Infertionslinie bei *Ph. antennifera* bis etwa zu zwei Drittel der Entfernung zwischen dem Säulengrunde und den seitlichen Bildungen, bei *Ph. Lowii* und *Ph. equestris* aber, ganz ähnlich wie bei *Doritis*, bis dicht an die letzteren heran.

Nach alledem scheint es mir nicht zweifelhaft, daß der mit *f* bezeichnete Theil der Blüthe ein richtiger Säulenfuß ist, an welchem nur die paarigen Sepalen bald mehr bald weniger weit sich herabziehen; fraglich erscheint dagegen, ob die Pleuridien (*x*) und das Mesidium (*e*), wie bisher allgemein angenommen wurde, zum medianen Petalum gehören oder als selbständige Gebilde auf der einseitigen Axenausbreitung inserirt sind. Im letzteren Falle wären zwei Deutungen möglich: die unpaare Erhebung *e* müßte entweder dem medianen Staminodium des inneren, die paarigen *x* den seitlichen Staminodien des äußeren Staubblattkreises entsprechen, welche drei Organe ja im Diagramm an dieser Stelle stehen und durch die Streckung des Säulenfußes mit dem Labellum vom Centrum der Blüthe abgerückt sein könnten, ganz vergleichbar der Abrückung der Lippe und der Sepalen bei *Drymoda*, — oder aber *x* und *e* sind nur discusartige Wucherungen der Axe.

Zur Untersuchung der Entwicklungsgeschichte haben mir nur einige junge Blüthen von *Ph. antennifera* und *Ph. rosea* zur Verfügung gestanden, an welchen ich wenigstens soviel nachweisen konnte, daß die Gebilde *e* und *x* ursprünglich dicht am Säulengrund stehen und erst durch eine sehr späte nachträgliche Streckung davon entfernt werden. Wenn aber auch dies letztere ganz mit der Bildungsweise des Säulenfußes übereinstimmt, wie wir dieselbe bei *Dendrobium* kennen gelernt haben, und wenn auch namentlich bei *Ph. rosea* die Anheftung des Mesidiums und der Pleuridien auf dem Säulenfuß fast ersichtlich ist, so möchte ich dieselben doch nicht eher für Staminodien erklären, als bis durch Beobachtung ganz junger Entwicklungszustände der Blüthe festgestellt ist, daß diese Gebilde sehr früh an den für die fraglichen Staubblätter bestimmten Stellen angelegt werden. Wir werden bei den *Eborilingues*, zu welchen ich jetzt übergehe, uns überzeugen, daß in diesen Deutungen große Vorsicht gerechtfertigt ist.

Als Ausgangspunkt wählen wir hier *Peristeria elata* Hook.

(Fig. 27). Die fünf ziemlich gleich gestalteten Perigonblätter neigen hier halbkugelig zusammen. Sie umgeben die aufrechte

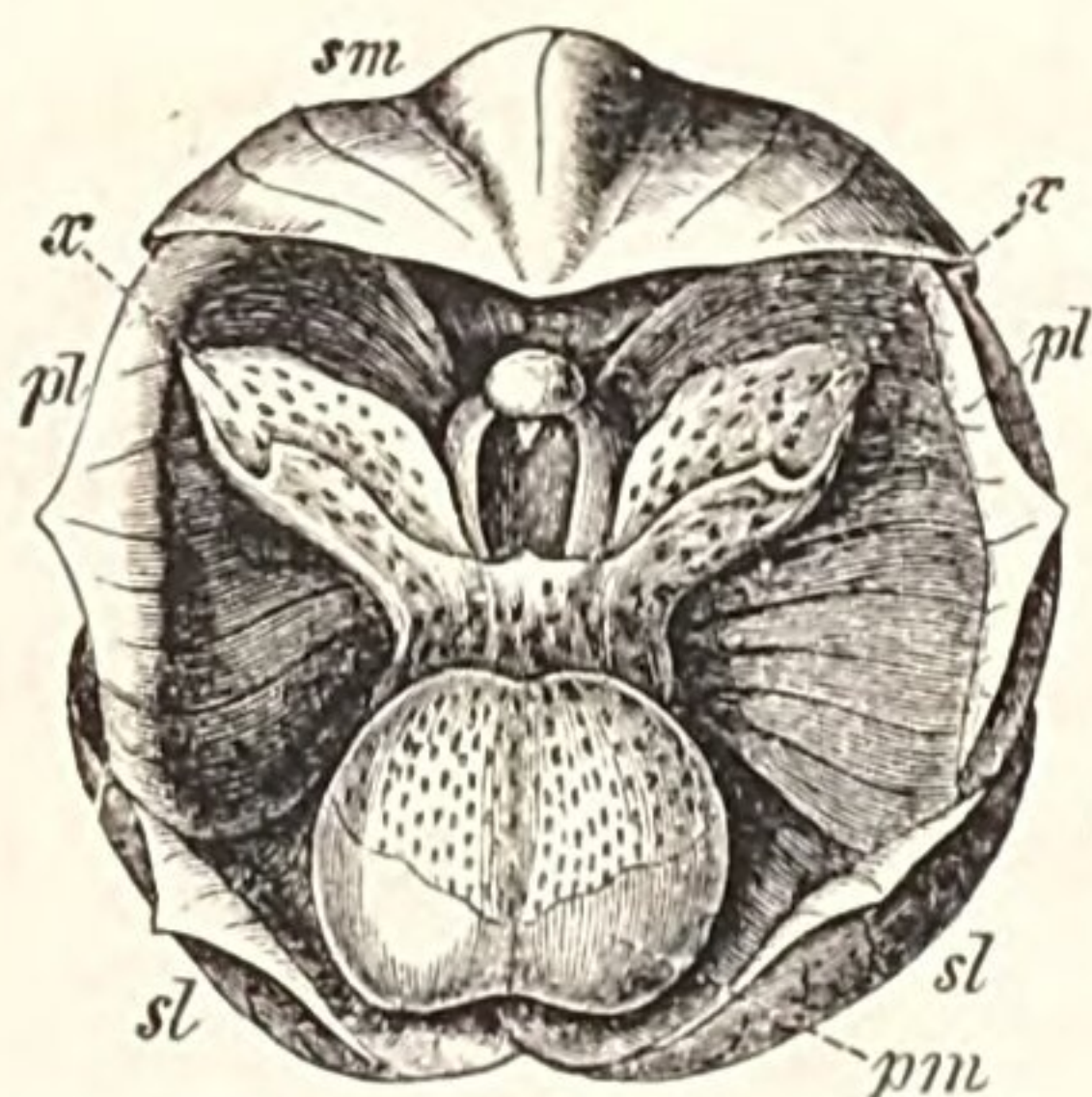


Fig. 27. *Peristeria elata* Hook.
x Pleuridien.

Säule, welche jederseits von einem schräg-
stehenden flügelartigen Gebilde (x) be-
gleitet wird. Daß zwischen dem Säulen-
grund und dem mit *pm* bezeichneten
unpaaren Blatt eine Gliederung besteht,
wird von Benthams fraglich gelassen, ist
mir aber nach älteren Angaben¹⁾ sehr wahr-
scheinlich. Vergleichen wir dann damit

P. pendula Hook. (Fig. 28), so ist der Bau
zwar im Allgemeinen analog, aber die Pleuridien (x) sitzen
viel tiefer an, es ist zwischen ihnen noch ein unpaares Mesidium

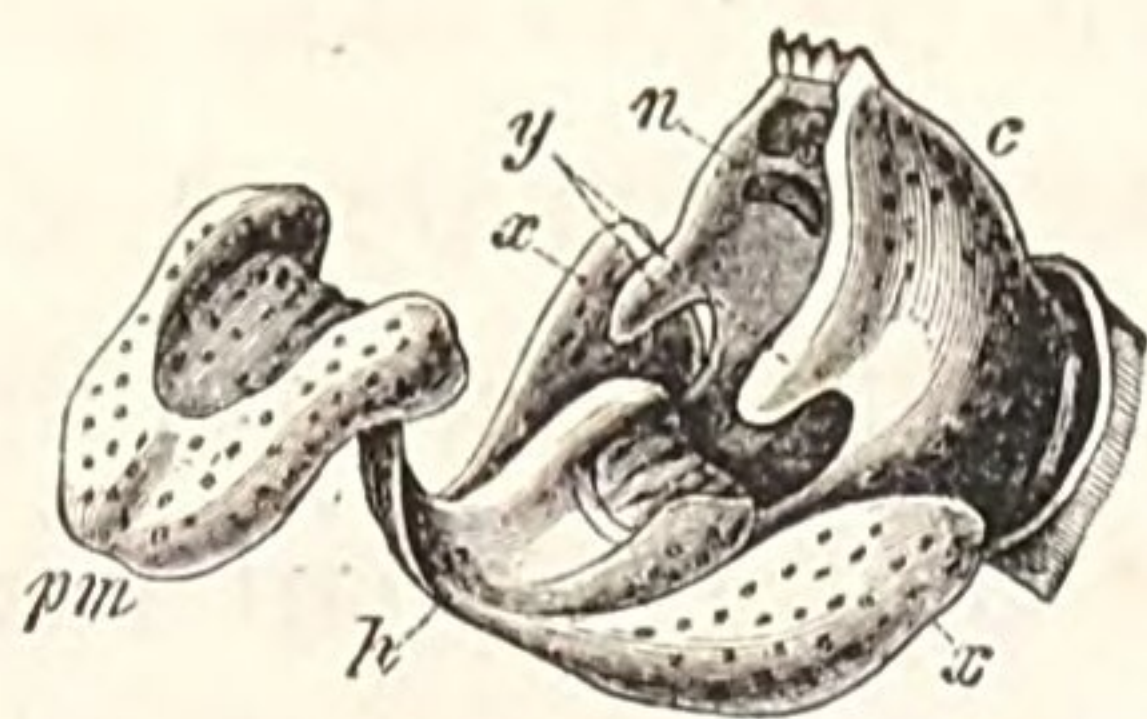


Fig. 28. *Peristeria pendula* Hook.
Säule und Lippe von der Seite,
b Hypochilium, x Pleuridien, c Säule,
y Stelidien, n Narbe.

vorhanden und die Gliederung zwischen den
Endlappen *pm* und den darüber liegenden
Theilen ist sowohl nach den Beschreibungen
als nach Zeichnungen außer Zweifel²⁾.

Reichenbach und Benthams rechnen
bei beiden Arten, Hooker bei *P. pendula*
pm sammt den beiden *x* und allem dazwischen
Liegenden zur Lippe — man könnte aber, wie Hooker dies
bei *P. elata* that, auch einen bis zur Gliederungsstelle herab-
gehenden Säulenfuß annehmen, wobei dann *pm* allein das un-
paare Petalum darstellen würde. Die Flügel *x* entsprächen dann
den Pleuridien, die dazwischen liegende Bildung dem Mesidium
von *Phalænopsis* u. f. w. Diese Deutung wird unterstützt da-
durch, daß bei dem mit *Peristeria* nahe verwandten *Lycomormium*
squalidum Rchb. f. ein unzweifelhafter, durch die Infertion der
paarigen Sepalen als solcher erwiesener starker Säulenfuß vor-

¹⁾ Reichenbach in Walpus Annal. botan. system. VI., S. 607: «epichilio cum hypochilio leviter articulato», Hooker in Botan. Magaz. t. 3116: «the lip is jointed upon the prolonged base of the column».

²⁾ Botan. Magaz. t. 3479: «lip jointed in the middle».

handen ist, den auch Reichenbach¹⁾ in seiner Beschreibung der Gattung annimmt. Eine Gliederung ist bei *Lycomormium* nicht vorhanden.

Wenden wir uns dann zu der Gattung *Houlletia* Brongn., so ist die Analogie mit *Peristeria* sehr deutlich. Auch hier rechnet man Alles, was abwärts vom Säulengrund liegt, zur Lippe. Da aber bei *H. Brocklehurstiana* Ldl. (Fig. 29) der Endlappen (*pm*) mit deutlicher beweglicher Gliederung angelenkt

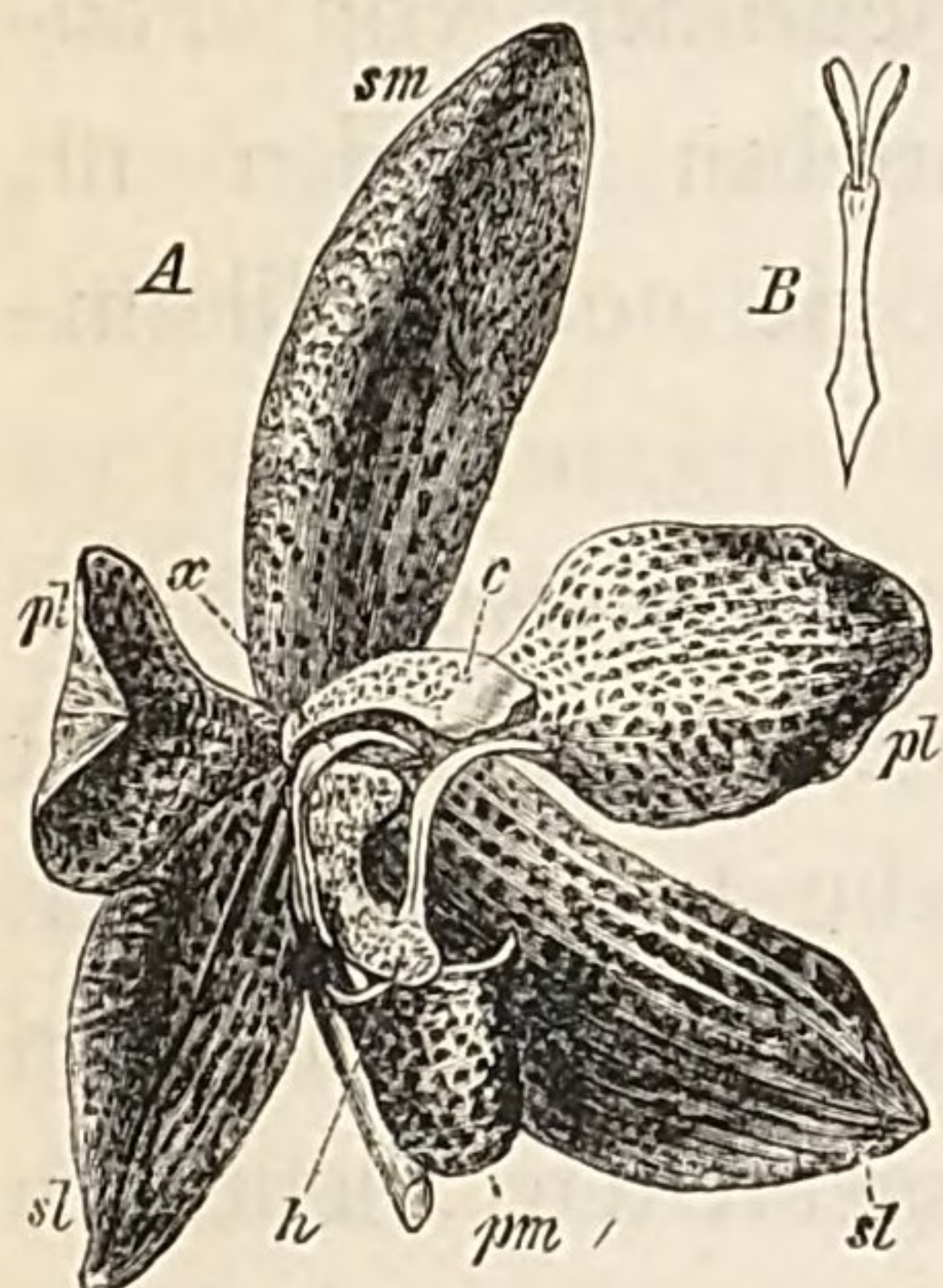


Fig. 29. *Houlletia Brocklehurstiana* Ldl. A Blüthe, B Pollinium.

ist und zwar auf der Unterseite des Hypochils, da ferner die paarigen Sepalen noch ein Stück an letzterem herablaufen und sich von demselben erst kurz oberhalb der unpaaren Wucherung trennen, könnte man auch hier als unpaares Petalum nur das angegliederte dreieckige Blatt (*pm*) betrachten, während der daselbe tragende Säulenfuß (*h*) dann auch hier mit zwei Pleuridien (*x*) und einem ihm rückwärts aufliegenden Mesidium versehen ist. Bemerkenswerth

ist noch, daß bei *H. chrysantha* Lind. Andr.²⁾ sowohl der Endlappen (*pm*) als die paarigen Petalen (*pl*) durch zwei seitliche Spitzen die Gestalt einer Lanzenpitze erhalten. Hier wären also, wenn man obige Deutung annimmt, die drei Petalen fast gleich, während nach der jetzigen Auffassung die Lippe ganz anders gebaut ist als die paarigen Glieder desselben Kreises.

Mit *Peristeria* und *Houlletia* ist dann weiter sehr gut vergleichbar die Gattung *Acineta* Ldl. Auch hier laufen die paarigen Sepalen (*sl*) ein Stück am Hypochilium (*h*) herab und erweisen daselbe damit in seinem obersten Theile als Säulenfuß. Derfelbe ist nur breiter und kräftiger entwickelt als bei *Houlletia*. Der mit *e* bezeichnete, fattelartig begrenzte Körper ist ganz ähnlich

¹⁾ Xenia. Bd. I., S. 182.

²⁾ Illustration horticole. Bd. 18, t. 71.

demjenigen, den wir bei *Phalænopsis amabilis* gefunden haben und wäre als Mesidium zu bezeichnen; er ist durch einen ziem-

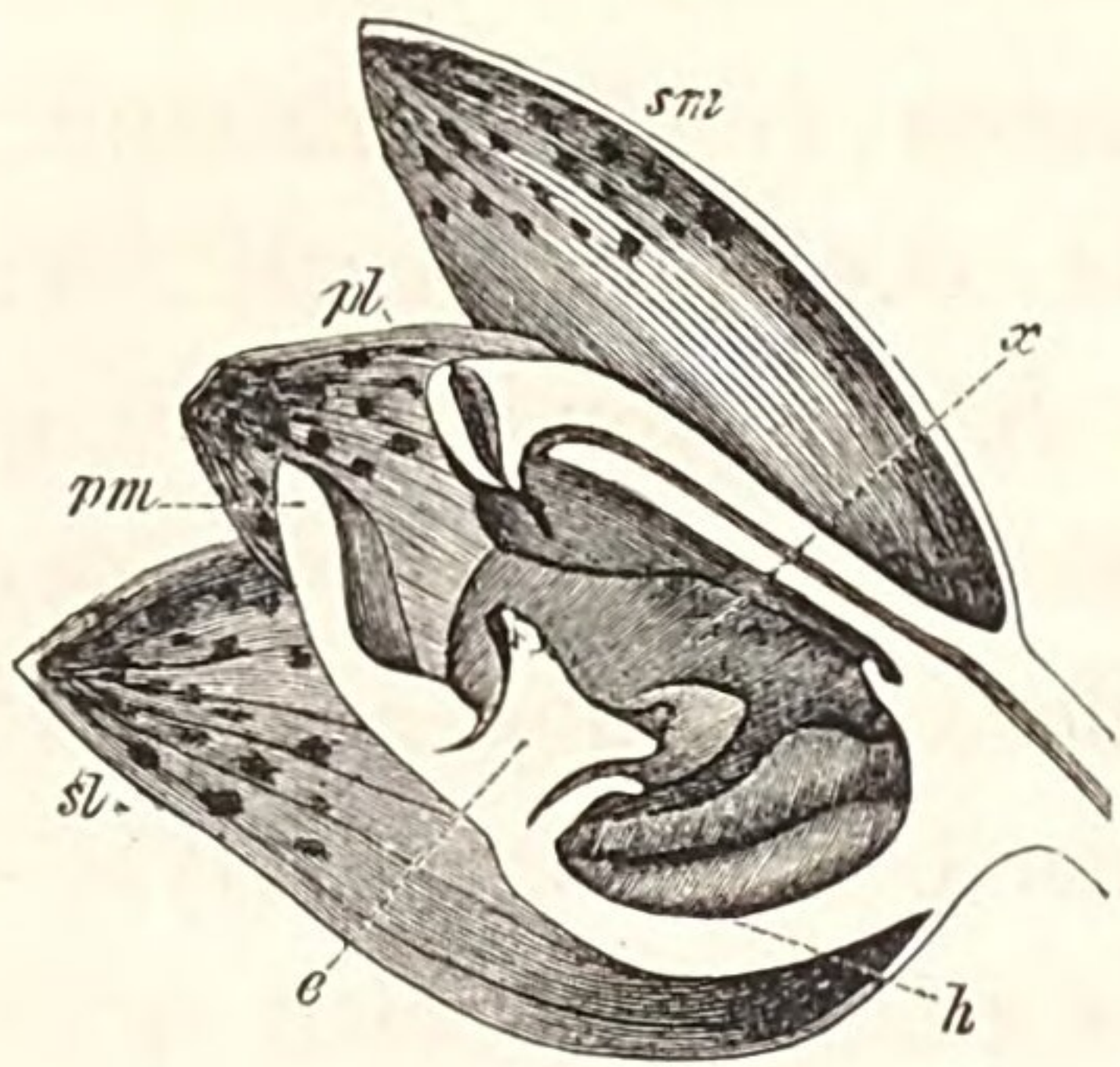


Fig. 30. *Acineta Barkeri* Ldl.
e Mesidium, x Pleuridien.

lich tiefen Einschnitt von dem Endlappen (*pm*) getrennt. Endlich die großen Pleuridien *x* haben auf ihrer Innenfläche einen ebenfolchen vortretenden, hinter der rechten Ecke des Mesidiums sichtbaren Lappen, wie er oben bei den Pleuridien von *Peristeria elata* beschrieben worden ist, wodurch die Analogie noch vollkommener wird.

Andererseits schließt sich an *Houlletia* an *Polycynis* Rchb. f. An die sehr dünne gekrümmte Säule grenzt hier abwärts zunächst ein, wie es scheint, mit sehr schmaler Fläche sich anfügender, gerade vorgestreckter Säulenfuß, der an seiner Spitze rechts und links zwei flache, blattartige, horizontal ausgebreitete Pleuridien trägt, zwischen welchen ein kleiner Zahn das Mesidium darstellt. Der Endlappen ist wie bei *Houlletia* auf der Unterseite des Säulen-

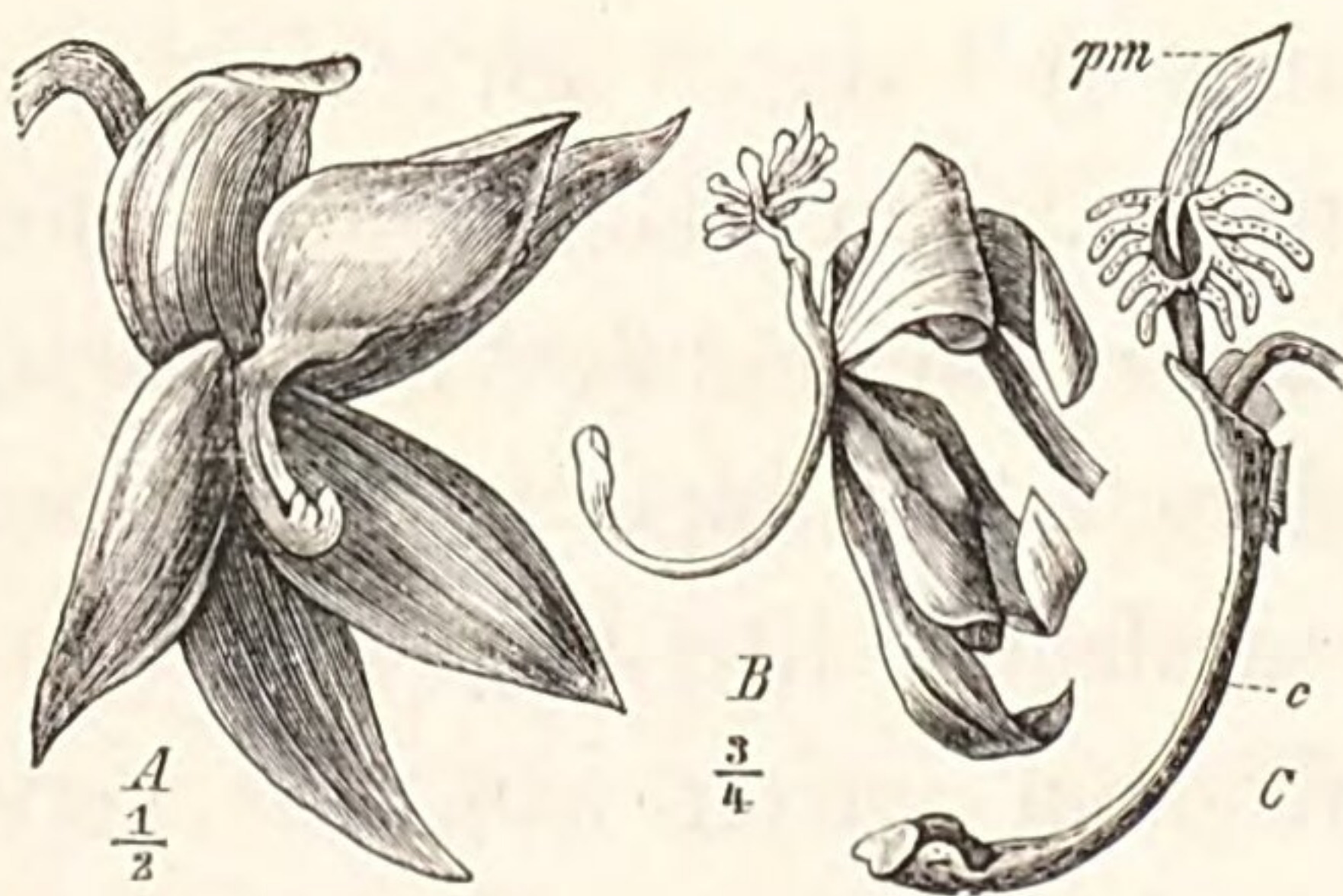


Fig. 31. *Cycnoches Warszewiczii* Rchb. f.
A eine, B die andere Blütenform, C Säule und Lippe
der letzteren in größerem Maßstabe.

fußes inseriert und von undeutlich dreilappig herzförmiger Gestalt, — nach der Beschreibung von *P. barbata* Rchb. f.¹⁾ ist dieser Endlappen «jointed upon the hypochilium», was die Aehnlichkeit mit *Houlletia* erhöht.

Bei derjenigen Blütenform der bekanntlich dimorphen Gattung *Cycnoches* Ldl., welche ein am Rande in viele fingerartige Fortsätze auslaufendes Labellum besitzt, habe ich an getrockneten Blüten wenigstens soviel fest-

¹⁾ Bot. Mag. t. 4479.

stellen können, daß die Säule in einen kurzen, wagrecht vorge-
streckten Fuß ausläuft, an dessen Unterseite sich erst die Lippe anfügt.
Pleuridien und Mesidien scheinen hier nicht vorhanden zu sein —
wollte man den einen in der Mediane kurz vor dem Endlappen
befindlichen zurückgekrümmten Zahn als Mesidium deuten, so
dürfte nur dieser Endlappen als Medianpetalum betrachtet werden,
was doch ein Mißliches hat. Ueber die Anheftungsweise der
Lippe bei der Blütenform mit ungetheiltem Labellum vermag
ich nichts Bestimmtes anzugeben.

Eine gegenüber *Polycynis* etwas vereinfachte Structur zeigt
Cirrhaea Ldl. Die Blüten hängen hier an halbkreisförmig ein-
wärts gekrümmten Fruchtknoten herab, ganz wie bei *Gongora*.
Die Säule ist abwärts gewandt: sie läuft nach oben in einen in
gleichem Sinne gekrümmten Bogen gleicher Dicke und gleicher
Substanz aus. An dessen Ende befindet sich einmal ein schmaler
und flacher, nur bei *C. saccata* Ldl.¹⁾ ausgehöhlter Endlappen,
außerdem sind rechts und links davon zwei meist rückwärts ge-
wandte Hörner vorhanden. Dafür, daß man

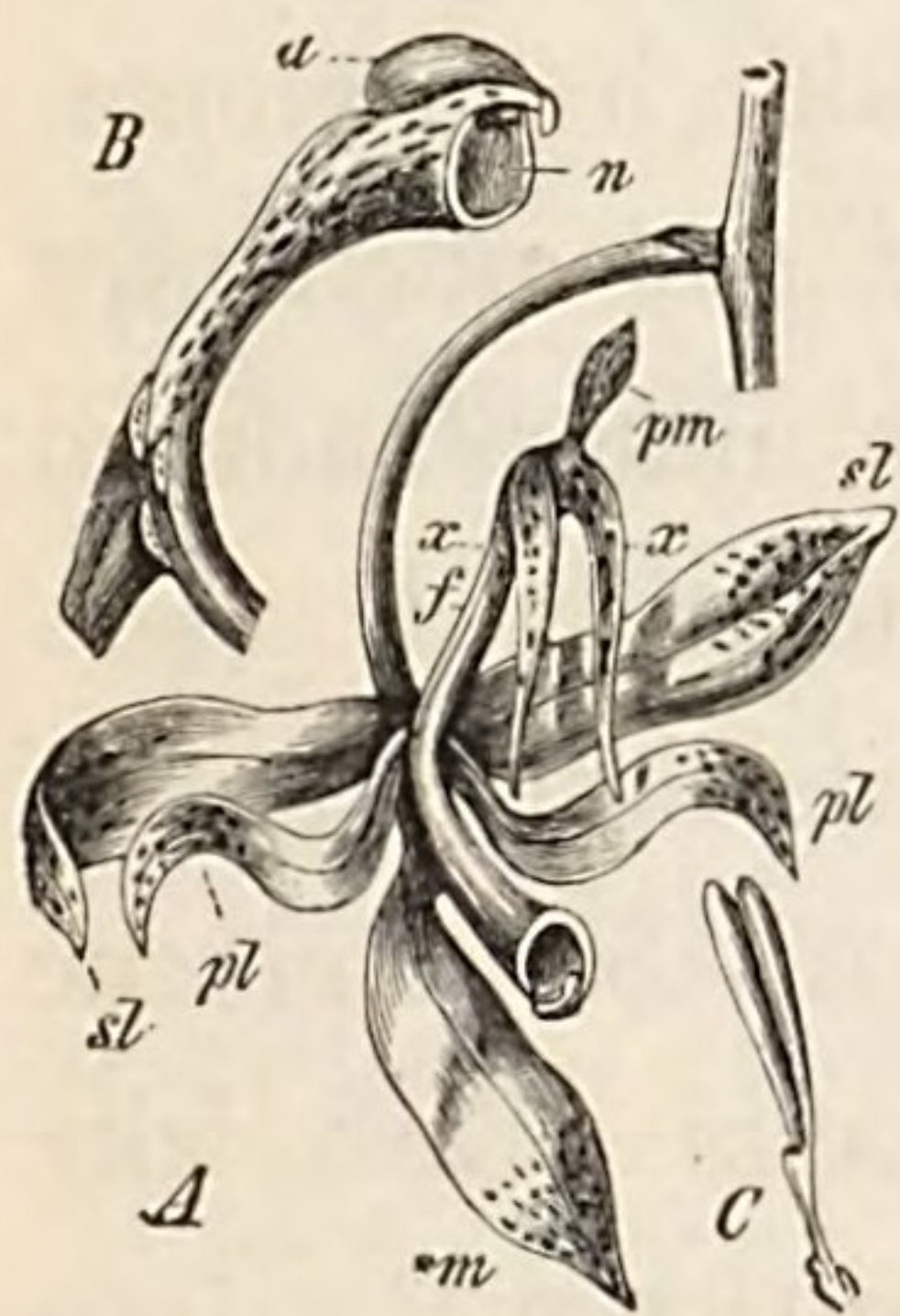


Fig. 32. *Cirrhaea obtusata* Ldl.
A Blüthe, B Säule, a Anthere,
C Pollinium.

den ersteren allein als mittleres inneres Pe-
talum, die letzteren nur als Pleuridien deutet,
spricht einmal die Analogie mit *Houlletia*
und der gleich zu besprechenden Gattung
Gongora, zweitens die sehr innige Verbindung
des den Säulenfuß darstellenden Bogens mit
den Pleuridien und drittens der Umstand, daß
bei *C. Loddigesii* Ldl.²⁾ und *C. obtusata* Ldl.³⁾
(Fig. 32) der *pm* entsprechende Theil sich in
seiner Färbung ganz plötzlich von den vor-

hergehenden Organen absetzt. Eine Gliederung scheint allerdings
nicht vorhanden zu sein, ein Mesidium wäre vielleicht bei *C.*
dependens Rchb. f.⁴⁾ andeutungsweise anzunehmen.

¹⁾ Bot. Mag. t. 3726.

²⁾ Bot. Reg. t. 1538.

³⁾ Ebenda. t. 2005.

⁴⁾ Ebenda. t. 1889.

Leider habe ich die Blüten von *Schlimia* Planch. Lind., *Kegelia* Rchb. f. und *Lacena* Ldl. nicht untersuchen können, von welchen namentlich die erstere mit deutlich entwickeltem Säulenfuß, an welchem die sackartig verwachsenen paarigen Sepalen weit herablaufen, mehrfach höckerigem Hypochilium und scharf abgesetztem blattartigem Epichilium für unseren Zweck wahrscheinlich recht interessant ist.

Wir wenden uns nun zu denjenigen Gattungen, bei welchen das Hypochilium nicht mehr flach, sondern in verschiedener Weise hohl erscheint. Als Ausgangspunkt kann, wenn ich die Abbildung richtig auffasse, *Acacallis caerulea* Ldl. dienen, wo bei sonst ziemlich normal gebauter Blüte der rechts und links zur Infertion der paarigen Sepalen dienende Säulenfuß kurz vor dem Ansatz der Lippe zu einer halbkugeligen Höhlung ausgebildet ist. Viel verwickelter, aber sehr instructiv für die in Rede stehende Frage ist die Gattung *Gongora* R. Pav. (einschließlich *Acropera* Ldl.).

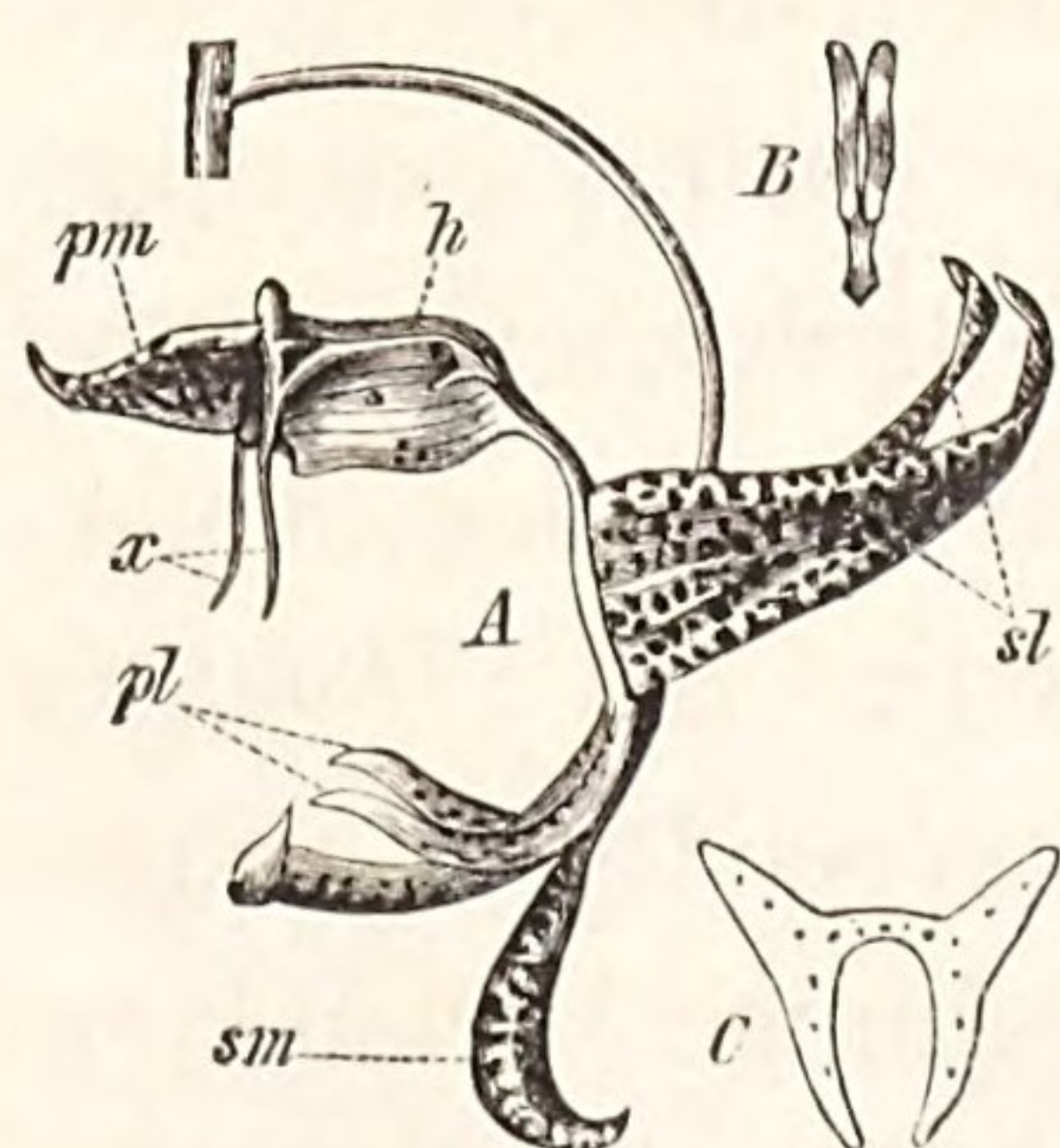


Fig. 33. *Gongora tricolor* Rchb. f.
A Blüte, B Pollinium, C Querschnitt
des Hypochils (h).

Das Vorhandensein eines Säulenfußes ist hier z. B. bei *Gongora tricolor* Rchb. f. (Fig. 33) ganz klar dadurch erwiesen, daß die paarigen Sepalen (*sl*) überhaupt nicht auf dem Rande des unterständigen Fruchtknotens sitzen, sondern sich vielmehr mit ihrer ganzen Infertionslinie auf dem schmalen, die innere Säulenfläche fortsetzenden Fuß einfügen. Daß der

Endlappen (*pm*) zu dem mittleren Petalum des inneren Kreises gehört, ist zweifellos. Man verlegt nun die Grenze von Lippe und Säulenfuß in den dünnen Stiel zwischen dem Hypochilium (*h*) und die paarigen Sepalen, — man könnte aber auch nur *pm* als unpaares Petalum, *h* als den, wie der Querschnitt Fig. 33 C zeigt, stark ausgehöhlten Säulenfuß betrachten, an dem dann wieder als Pleuridien die mit *x* bezeichneten Gebilde entspringen. Zur Unterstützung dieser Annahme

wäre noch aufmerksam zu machen auf die große Aehnlichkeit, welche *pm* mit den übrigen Perigonblättern in Consistenz, Zeichnung und Farbe hat, während das Hypochilium sich sehr anders verhält. Es ist mir in dieser Richtung besonders aufgefallen, daß bei *Gongora portentosa* Lind. Rchb. f.¹⁾, wo die paarigen Petalen fleischig und drehrund sind, auch der Endlappen *pm* allein die gleiche Beschaffenheit annimmt.

Wir kommen nun zu *Stanhopea* Frost., welche Gattung nach den bisherigen Diagnosen trotz ihrer großen Verwandtschaft mit *Gongora*, *Houlletia*, *Acineta* u. f. w. gar keinen Säulenfuß haben soll. Genaue Vergleichung ergibt dagegen, daß wenigstens der obere Theil des Hypochils jedenfalls als solcher betrachtet werden muß. Bei *St. tigrina* Bat. sind die paarigen Sepalen fast ganz auf demselben, soweit er von dickfleischiger Beschaffenheit ist, inserirt, und auch die paarigen Petalen laufen noch auf diesen Theil des Hypochils herab, was bei *St. platyceras* Rchb. in noch höherem Maße der Fall ist. Dagegen ist die Verbindung des Mesochils und Epichils hier eine viel innigere als bei *Houlletia* u. f. w. — namentlich bei *St. tigrina* bilden dieselben zusammen mit Mesidium und Pleuridien eine dickfleischige Masse, in welcher eine Gliederung zwischen Mesochil und Epichil kaum angedeu-

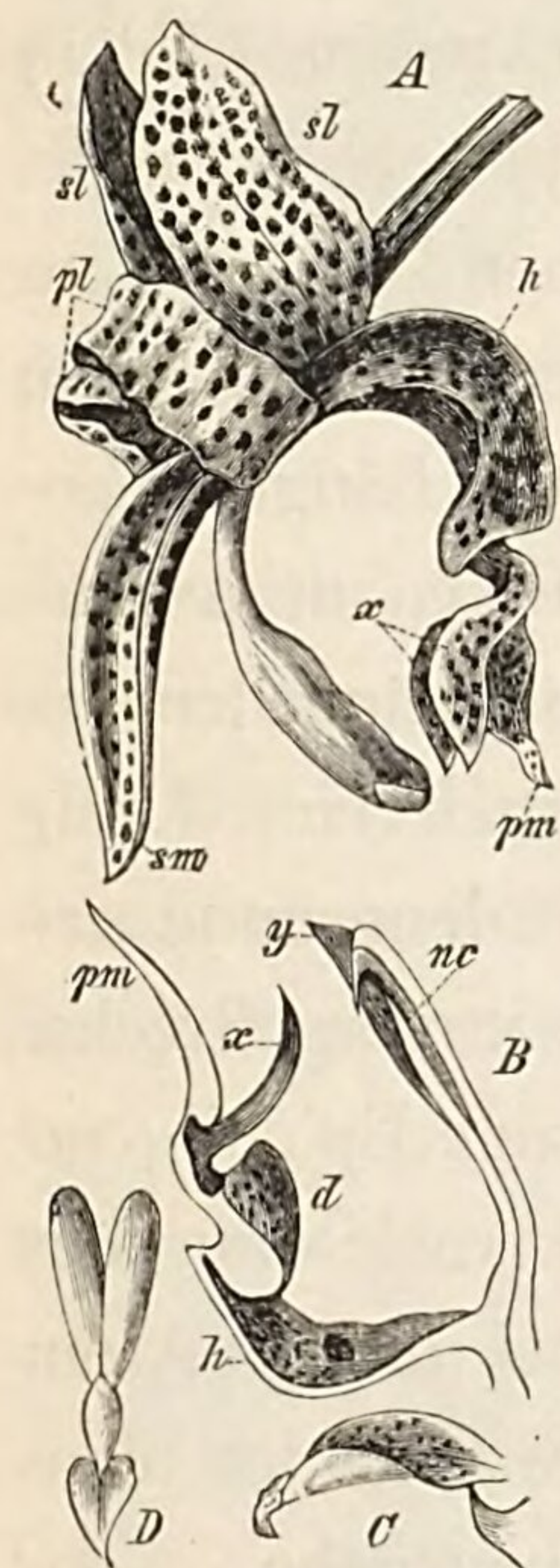


Fig. 34. A *Stanhopea platyceras* Rchb. f., B *St. oculata* Ldl. Blüthenlängsschnitt, y Stelidie, nc Narbenkanal, d Mesidium, C Epichil derselben Art, D Pollinium.

tet ist, während allerdings bei anderen Arten z. B. *St. oculata* Ldl., wie Fig. 34 B zeigt, im medianen Längsschnitt der Blüthe eine starke Verdünnung der Substanz zwischen Mesochil und Epichil erscheint, so daß das letztere einem ziemlich breiten

¹⁾ Illustration horticole. T. XVIII, t. 61.

aber dünnen Bande so aufsitzt, daß es mit seinem Rande etwas über daselbe nach innen hinausragt.

Es ist übrigens das schuhförmige Hypochilium nicht bei allen *Stanhopea*-Arten so stark entwickelt wie bei den eben genannten Species. Schon bei *St. eburnea* Ldl.¹⁾ wird der Säulengrund nur durch ein verhältnißmäßig schmales, schuhförmiges Mesochil von dem ziemlich beweglich angegliederten Epichil getrennt. Vor allem aber bieten die durch *St. quadricornis* Ldl.²⁾ mit den bisher besprochenen verbundenen Arten *St. Devoniensis* Ldl.³⁾

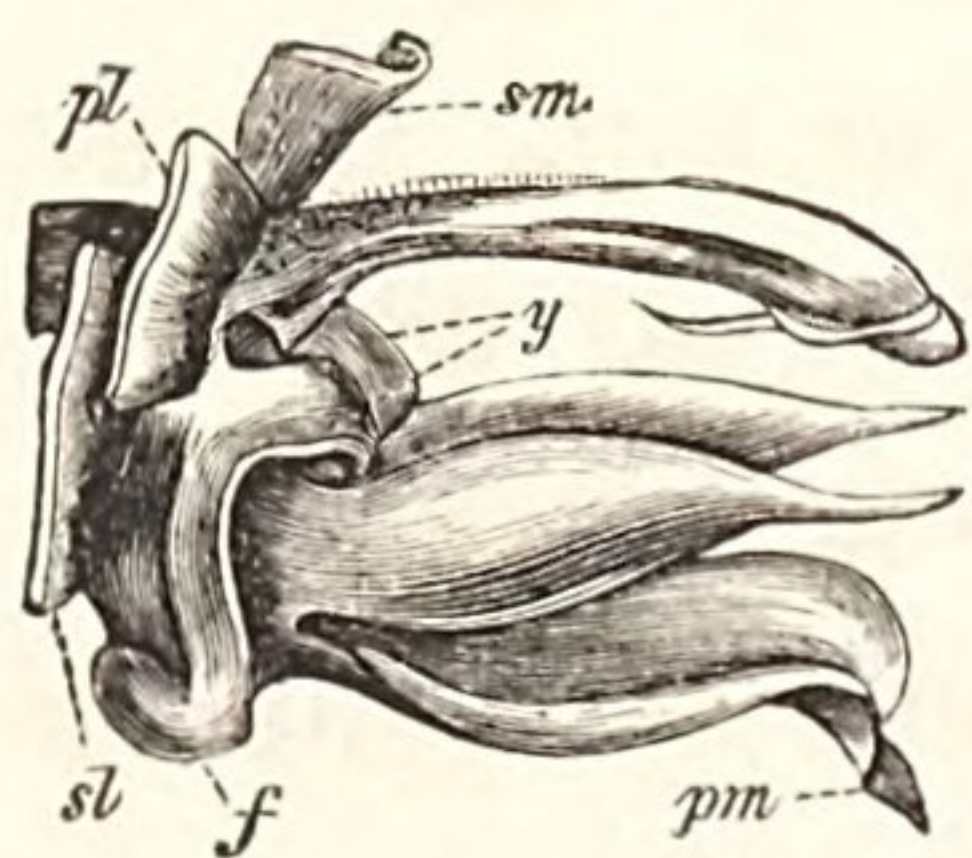


Fig. 35. *Stanhopea Martiana* Ldl. Blüthe, *sm*, *sl*, *pl* kurz abgeschnitten.

und *St. Martiana* Ldl. (Fig. 35) viel Interesse. Das Hypochil ist hier auf einen kurzen, dem Säulengrund sich nach abwärts anschließenden Sack reducirt, dessen Tiefe seine Länge übertrifft. Am oberen Rande desselben sitzen zunächst zwei einwärts gebogene Lappchen (*y*), welche bei *St. quadricornis* durch eine Leiste verbunden unmittelbar am Säulengrunde erscheinen. Weiter sind die Pleuridien (*x*) als weit vorgestreckte Hörner vorhanden, zwischen ihnen ist das dreispitzige Epichil (*pm*) angefügt. Nach Allem, was wir oben über die Ausbildung des Säulenfußes kennen gelernt haben, wird man bei diesen Arten nicht gerade einwenden können, daß die Entwicklung des letzteren über alles sonst als Säulenfuß Bekannte weit hinausgehe.

Ein ganz besonderes Interesse für die hier in Rede stehende Frage hat dann eine Form, welche von Reichenbach als eigene Gattung *Stanhopeastrum* beschrieben, von Anderen als eine Mißbildung betrachtet worden ist, *St. ecornutum* Rchb. f.⁴⁾ (Fig. 36). Die letztere Meinung ist zunächst dadurch sehr unwahrscheinlich, daß die Pflanze einmal an ihrem Fundort in Masse und allein

¹⁾ Bot. Reg. t. 1529.

²⁾ Ebenda. T. XXIX., t. 5.

³⁾ Lindley, Sertum Orchidaceum. T. 1.

⁴⁾ Reichenbach, Xenia. I., S. 124, Taf. 43.

vorkommt und zweitens in der Cultur stets dieselbe Blütenbildung gezeigt hat. Wenn das Hypochilium zum Säulenfuß, d. h. zur Axe gehören sollte, so wäre hier einfach anzunehmen, daß das Medianpetalum und die Pleuridien fehlen, beziehungsweise auf drei kleine Höcker am Ende des gut entwickelten Hypochils (*h*) d. h. des Säulenfußes reducirt sind. Säule und Hypochil scheinen dabei sehr innig verbunden und von sehr gleichartiger Substanz zu sein. In der Höhlung des Schuhs findet sich median noch eine gestielte flache Scheibe, die mit dem bei *Houlletia*, *Acineta* vorkommenden ähnlich geformten Mesidium verglichen werden kann.

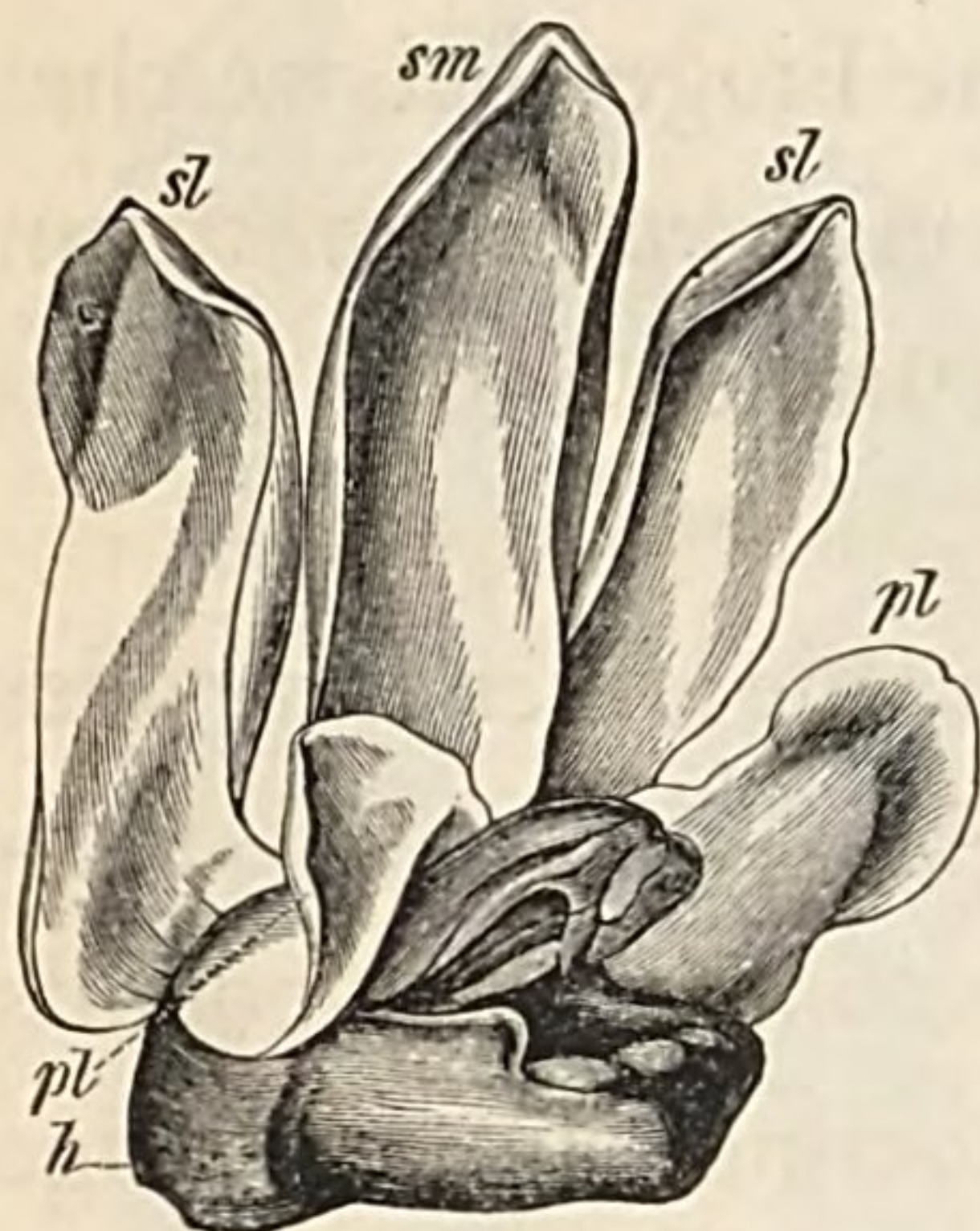


Fig. 36. *Stanhopeastrum ecornutum*
Rchb. f.

Mit *Stanhopea* ist wahrscheinlich in der Structur der Blüthe nahe verwandt *Paradisanthus Bahiensis* Rchb. f.¹⁾, — doch ist hier der dem Hypochil von *Stanhopea* entsprechende kästchenförmige

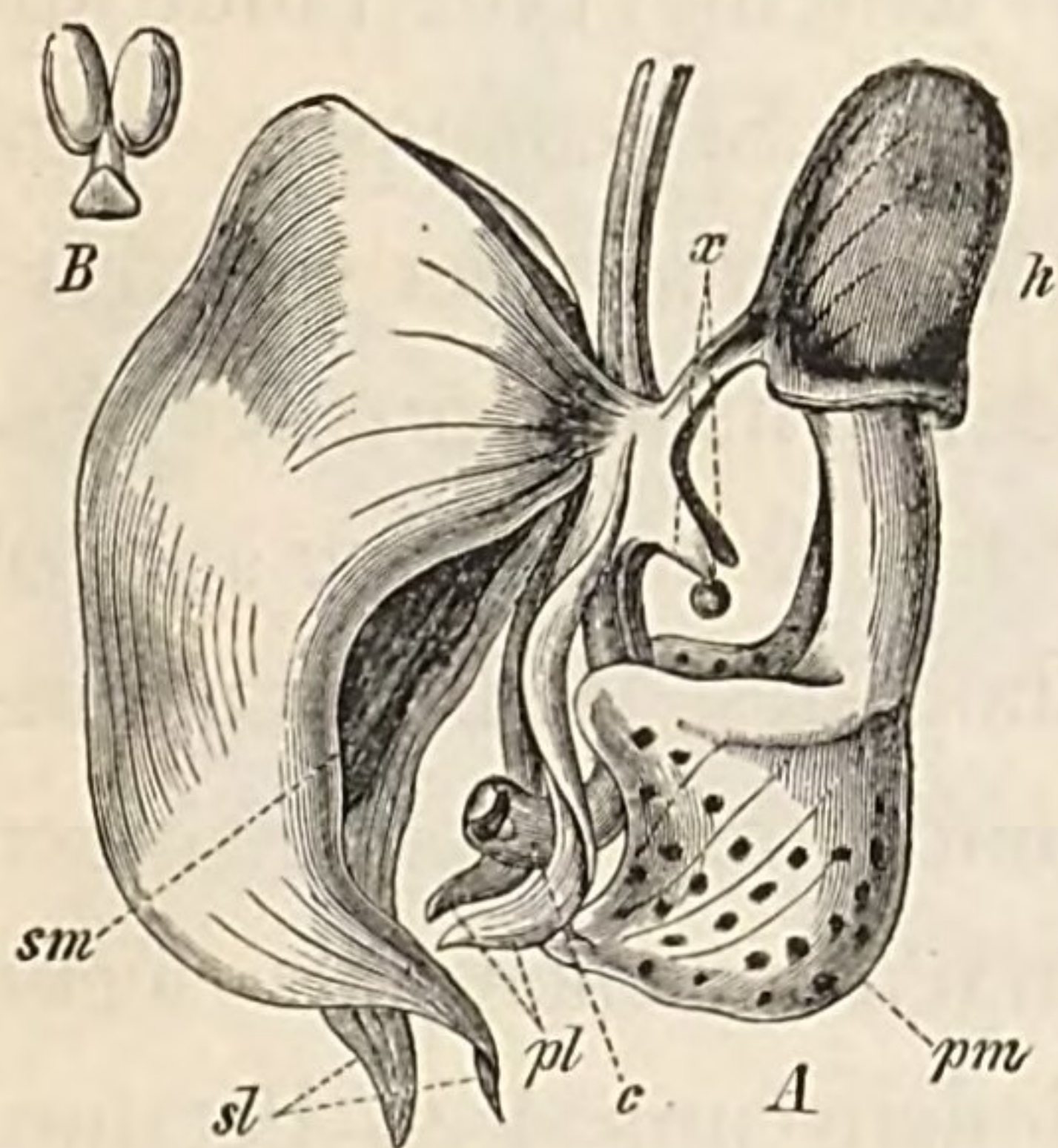


Fig. 37. *Coryanthes maculata* Hook.
h Hypochil (Säulenfuß), *c* Säule, *x* absondernde Fortsätze am Säulengrund.

Theil der «Lippe» mit einem schmalen Verbindungsstück ohne Gliederung der Säule angefügt, die Pleuridien sind flach und plattenartig entwickelt, der Endlappen aus schmal zungenförmigem Grunde herzförmig.

Einen ganz besonderen Bau zeigt dann *Coryanthes* Hook. Frische Blüthen habe ich nicht gesehen, — nach der Analogie von *Stanhopea* möchte ich die erst stielförmige, dann becherartig erweiterte Bildung (*h*), in welche sich die Säule fortsetzt, als Säulenfuß deuten. Im Innern des Bechers ist dann das abwärts

¹⁾ Xenia. I., S. 30, t. 14.

hängende, an feiner Spitze becherförmige und dreilappige unpaare Petalum (*pm*) unbeweglich eingefügt. Wie die beiden Zapfen, von welchen füße Flüssigkeit in die Höhlung des Labellums herabträufelt, zu deuten find, bleibt eine offene Frage, bei welcher namentlich die ähnlichen Gebilde bei *Stanhopea quadricornis* zum Vergleich herangezogen werden könnten. Pleuridien und Mesidien scheinen nicht vorhanden zu sein.

Wenn, wie ich hoffe, die Gründe für die Axennatur der Säule, welche ich im sechsten Abschnitt geben werde, als ausreichend anerkannt werden, so findet die Deutung des Hypochils als Säulenfuß, d. h. als einseitige Axenausbreitung eine wichtige Unterstützung bei der Gattung *Thecostele* Rchb. f.¹⁾, deren von

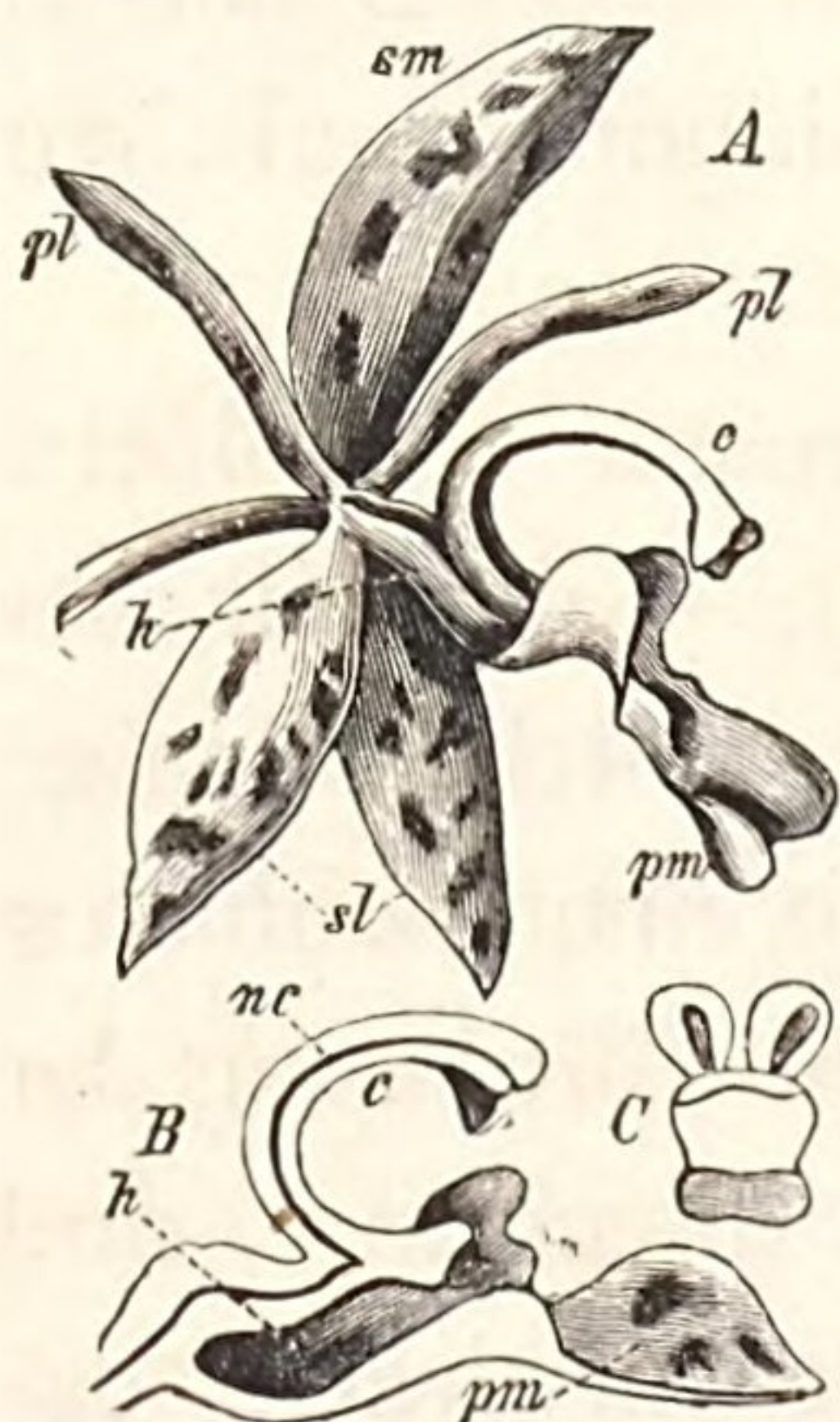


Fig. 38. *Thecostele Zollingeri* Rchb. f. A Blüthe, B Blütenlängsschnitt, C Pollinium, letztere beide nach Reichenbach.

Reichenbach mit Recht behauptete Analogie mit *Stanhopea* Benth²⁾ auffallender Weise in Abrede stellt. Hier ist nämlich die Säule geradezu auf dem Hypochil eingefügt, welches die Gestalt eines nur vorn offenen, sonst überall geschlossenen vierseitigen Kästchens hat und an seinem Vorderrande die mit zwei aufgerichteten Seitenlappen verfehene Lippe trägt. Will man hier das Hypochil und die Säule als nicht von der Axe gebildet betrachten, so muß man eine äußerst complicirte Verwachsung des Medianpetalums mit den Staubfäden und Carpell^{en} annehmen

und jedenfalls viel künstlichere Deutungen machen, als wenn man die Grenze zwischen der Axe und dem unpaaren Petalum an das Vorderende des Hypochils legt.

Ein morphologisch noch sehr unklares Gebiet bietet dann die trimorphe Gattung *Catasetum* L. C. Rich. dar, von welcher ich lebend nur *C. atratum* Ldl. untersuchen konnte. In der

¹⁾ Xenia. Bd. II., S. 133, T. 147.

²⁾ a. a. O. S. 540.

Myanthus-Form zeigt die ohne Gliederung mit der Säule verbundene Lippe in ihrem Verlauf eine eigenthümliche Knickung,

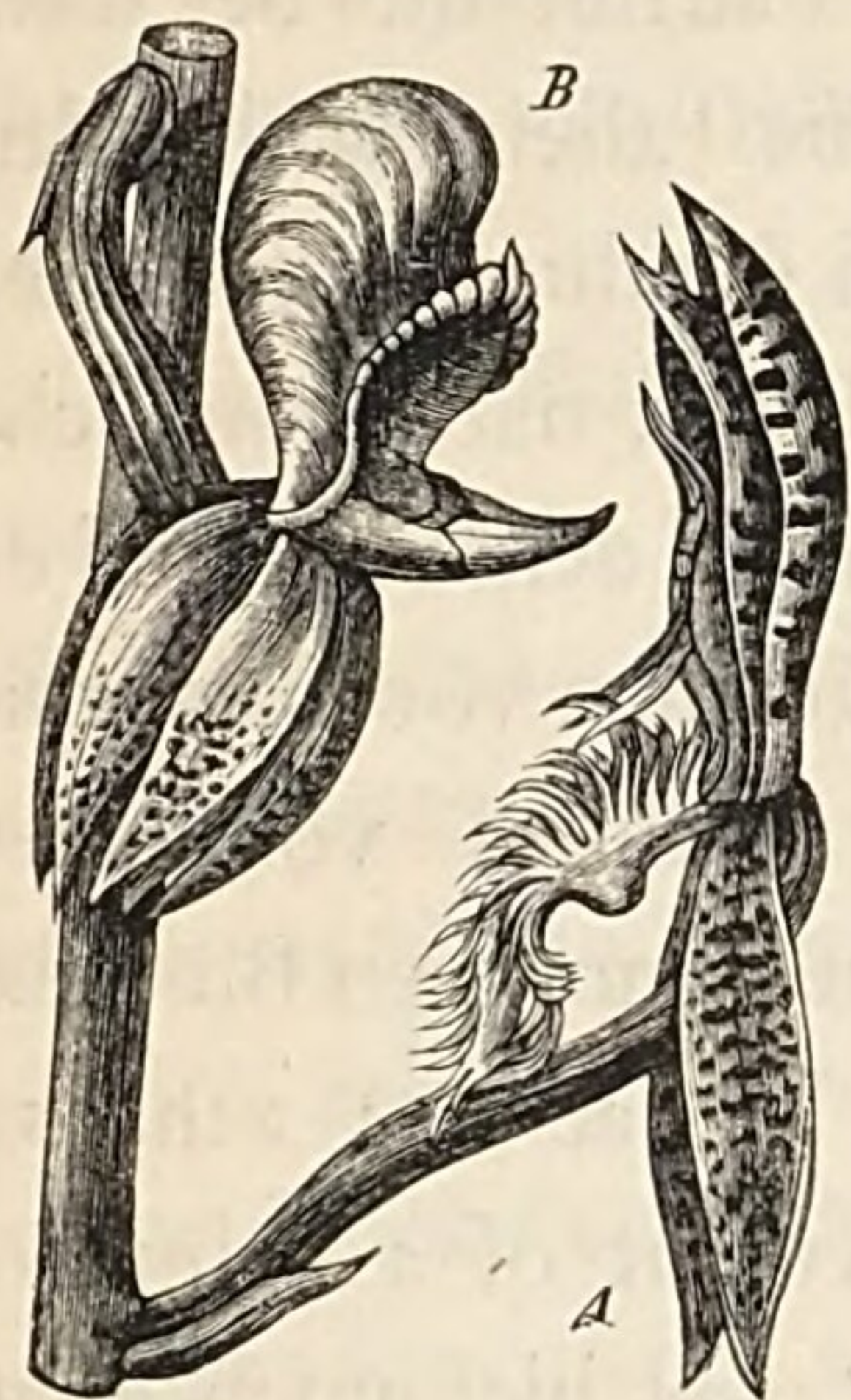


Fig. 39. *Myanthus*- (A) und *Monachanthus*-Form (B) von *Catasetum cristatum* Ldl.

welche auf den Gedanken bringen kann, daß auch hier vielleicht ein Säulenfuß vorliegt, dem sich erst an der etwas vertieften Knickungsstelle das eigentliche Medianpetalum anschließt. Diese Deutung wird unterstützt durch die Art und Weise, wie bei dieser Form von *Catasetum atratum*¹⁾ das Hypochil, wie ich den zwischen Säulengrund und dem Endtheil der Lippe befindlichen Theil vorläufig nennen will, die ganze Säule umfassend fleischig inserirt ist, wodurch eine Verbindung mit der letzteren eine ungemein innige wird.

Außerdem befindet sich bei der *Myanthus*-Form von *C. callosum* Ldl.²⁾, *C. cornutum* Ldl.²⁾, *C. barbatum* Ldl.³⁾ am Säulengrunde, bei

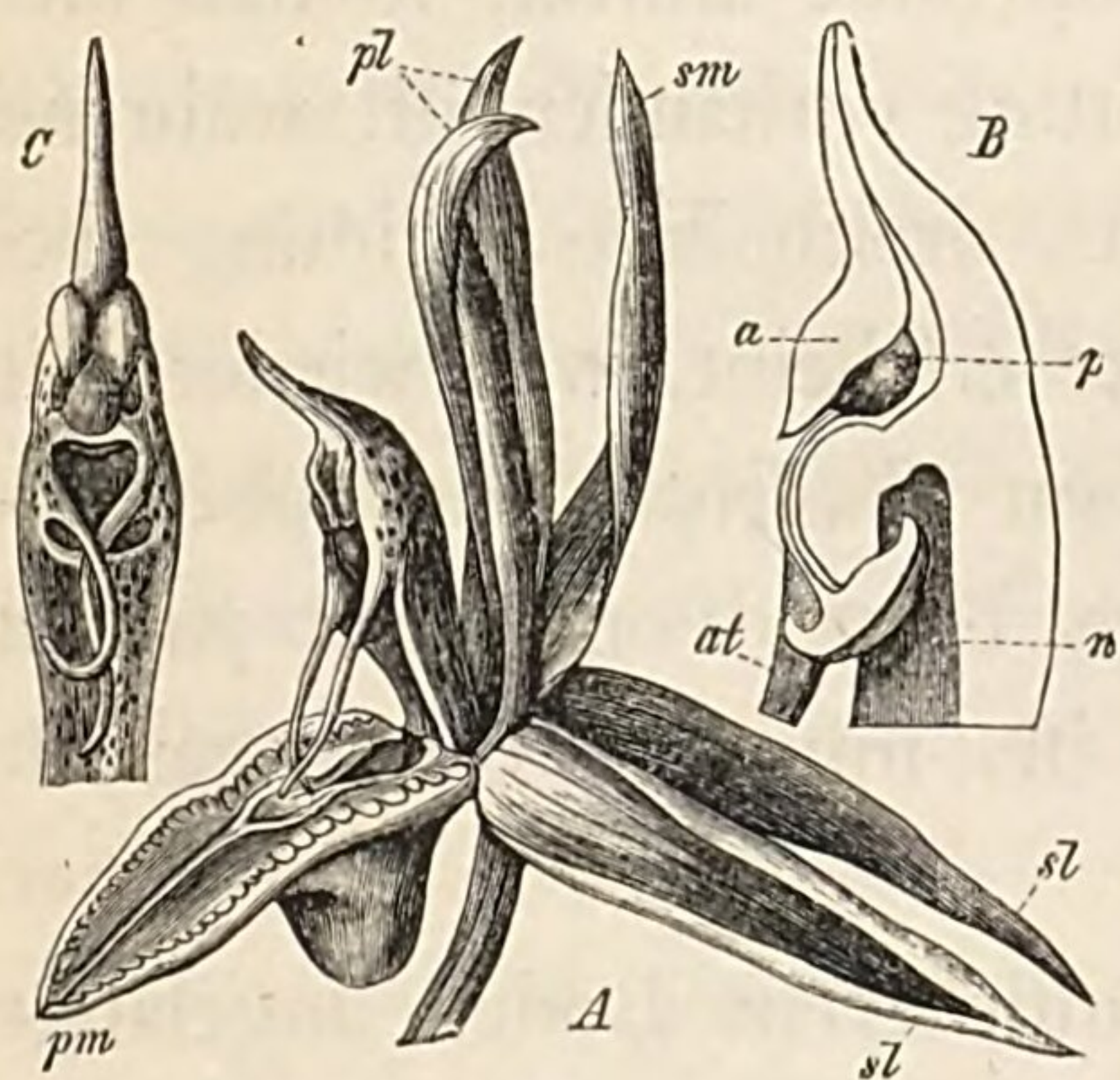


Fig. 40. *Catasetum laminatum* Ldl. *Myanthus*-Form. A Blüthe, B Säulenlängsschnitt, n Narbenfläche, a Anthere, p Pollinium, at Antenne, C Säule mit den Antennen von vorn gesehen.

C. deltoideum Ldl.⁴⁾ schon deutlich davor auf dem Hypochil ein aufrechtes, mesidienartiges Horn, welches bei *C. lanciferum* Ldl.⁵⁾ noch zwei vielleicht den Pleuridien entsprechende Seitentheile erhält. Die Knickungsstelle wird vielfach ganz sackartig und liegt dieser Sack dann bald fast in der Mitte der «Lippe», bald (*C. laminatum* Ldl.) so dicht am Säulengrunde, daß vielleicht die Zu-

gehörigkeit zu letzterem bei anderen Arten geradezu ersichtlich

1) Bot. Reg. 1838, t. 63.

2) Ebenda. 1841, t. 5.

3) Ebenda. t. 1778.

4) Ebenda. t. 1896. Bot. Mag. t. 3923.

5) Bot. Reg. 1841, t. 5.

wird. Bei *C. tabulare* Ldl. ist am Vorderrande des Sackes ein großes plattenartiges, mesidienähnliches Gebilde vorhanden. Es würde, wenn diese Hypothese richtig wäre, alsdann die bei *Catasetum* im engeren Sinne und bei *Monachanthus* allein vorhandene kaputzenförmige Bildung nicht dem unpaaren Petalum entsprechen, sondern dem vergrößerten Sack von *C. laminatum* nach gänzlicher Unterdrückung des ersteren. Uebergänge zwischen dem Sack und der Kaputze von *Catasetum* sind in den *Myanthus*-Formen von *C. atratum* Ldl., *C. Naso* Ldl., *C. sanguineum* Ldl. reichlich vorhanden, — außerdem hat Lindley bei dem bekannten dimorphen Blütenstand von *C. cristatum* Ldl.¹⁾ solche direct beobachtet: «the sac . . . widens and deepens till the commencement of a helmet is shadowed out». Die Hinterfläche der Kaputze geht hier anscheinend in derselben Ebene unmittelbar in die breite Vorderfläche der Säule über. Die Kaputze von *Catasetum* wäre dann völlig analog dem Schuh von *Stanhopeastrum* (Fig. 36). Zu erwähnen wäre endlich, daß bei *C. cernuum* Ldl. lediglich eine flache dreitheilige Lippe mit schmaler Basis dem Säulengrunde ansitzt, so daß hier wohl gar keine einseitige Axenausbreitung vorhanden ist, während eine ähnliche aber viel schwächere dreitheilige Bildung bei *C. tridentatum* am Rande der Kaputze erscheint, was wieder mit den drei Höckern auf dem Schuh von *Stanhopeastrum* übereinstimmen würde. Ob die helmartige Lippe von *Stenia pallida* Ldl. in ähnlicher Weise zu deuten ist, muß ich dahin gestellt sein lassen.

Wir sind hier schon auf sehr unsicherem Boden angelangt und muß die Zukunft erst entscheiden, in wie weit die durch Vergleichung von *Peristeria*, *Houlletia* u. f. w. nahe gelegte Auffassung an sich berechtigt ist und ob sie auch auf die *Catasetinae* Anwendung findet.

Ich habe jetzt noch kurz die entwicklungsgeschichtlichen

¹⁾ Edwards, Botan. Reg. Vol. X., 1837, T. 1951.

Befunde mitzutheilen, welche ich bei *Gongora galeata* Rchb. f., *Stanhopea oculata* Ldl. und *St. tigrina* Bat. in Bezug auf die in Rede stehende Frage erhalten habe, — eine ausführliche, durch Abbildungen erläuterte Darstellung soll an anderer Stelle gegeben werden.

Die jüngsten von mir untersuchten, etwa 3 mm langen Knospen von *St. oculata* zeigen im Längsschnitt die Fruchtknothöhle schon ziemlich eng ausgebildet; gegenüber dem unpaaren Sepalum sitzt auf dem Rande des Axenbechers ein nach außen noch von einem paarigen Sepalum überdecktes Blättchen, welches erheblich kürzer ist als dieses letztere und eine schwach einwärts geknickte Begrenzungslinie nach außen zeigt, während auf der Innenseite eine starke Ausbuchtung zwei durch einen dünnen Isthmus verbundene, einwärts convex gewölbte Theile unterscheiden läßt. Der obere entspricht dem späteren Epichil, der untere dem Mesochil, während das Hypochil weit später eingeschaltet wird. In der Ausbuchtung findet die große Anthere Platz, das Rostellum ist dicht darunter als schmale vorgestreckte Zunge erkennbar und liegt der Basis der Lippenanlage gegenüber. Etwas tiefer springt von der Seite der letzteren ein dicker Wulst so vor, daß er mit seiner Oberkante die Unterkante des Rostellums berührt. Dieser von der Lippenanlage selbst durch einen scharfen Einschnitt getrennte Wulst entspricht den später die Narbenfläche der Säule darstellenden Carpellspitzen. Der oben erwähnte Einschnitt liegt etwas höher als diejenige Stelle, wo die Lippenanlage und die paarigen Sepalen sich von einander trennen.

Ein tangentialer Längsschnitt zeigt, daß die ganze Lippenanlage einen spitzherzförmigen Umriß hat und mit breiter Basis ansitzt. Sie ist jetzt ungefähr eben so lang wie die paarigen Petalen, aber viel breiter. Das Rostellum erscheint als stumpfwinkliges, gleichschenkliges Dreieck, die gegenüberliegenden Carpellspitzen bilden eine breite und niedere, nur schwach ausgerandete Platte. Außerdem aber erscheinen rechts und links

von dem Dreieck und etwa in derselben Ebene gelegen zwei kräftige Höcker.

Macht man successive Querschnitte, so sieht man zunächst, daß in beiden Perigonkreisen die paarigen Glieder das unpaare decken. Die Anlage des Labellums ist viel breiter und massiger als die jungen paarigen Petalen. Die erwähnten, jedenfalls Staminodien entsprechenden Höcker liegen ungefähr vor der Mittellinie der Petalen, aber doch so nach den paarigen Sepalen hin verschoben, daß man nicht mit Sicherheit sagen kann, ob sie den paarigen Staubblättern des inneren oder des äußeren Kreises entsprechen.

Radiale Längsschnitte älterer etwa 4 mm langer Knospen zeigen, daß zunächst durch eine unter dem Staubblatt erfolgte Streckung die Säule angelegt wurde. Die paarigen Carpellspitzen sind stark gewachsen und schlanker geworden. Der untere Theil der Lippenanlage hat nach innen einen stärkeren, durch das gegenüberliegende Rostellum schwach ausgebuchteten Querwulst gebildet, welcher den freien Raum zwischen den paarigen Carpellspitzen und dem Rostellum ausfüllt, wie denn überhaupt die Gestaltung der Lippe sich gewissermaßen nach dem Wachsthum der eigentlichen Befruchtungsorgane so modellirt, daß immer ein genaues Anschließen unter Vermeidung hohler Räume stattfindet. In die oberhalb des entstandenen Wulstes liegende Aushöhlung der Innenseite des Labellums ist nach wie vor die große Anthere eingebettet.

Tangentialschnitte lassen jetzt auch in der Begrenzung des äußeren Umrisses des Lippengrundes eine schwache Bucht erkennen, welche einen schmalen, ungefähr dem oben erwähnten Querwulst entsprechenden Theil von dem oberen herzförmigen Endlappen sondert. Der erstere ist das Mesochil, der letztere das Epichil der fertigen Blüthe. Querschnitte zeigen gleichzeitig, daß die oben erwähnten Staminodialhöcker sich immer mehr der Säule anschließen, — sie werden zu den «Oehrchen»

der letzteren, sind also nicht die Anlagen der großen Hörner des Mesochils. Vielmehr entstehen diese letzteren am Rande des Lippengrundes als anfangs gerade, horizontal gerichtete Erhöhungen, die sich bald nach innen einkrümmen und später aufrichten, während der Querschnitt des Lippengrundes das Mesidium darstellt. Die allmählich mit schlanker Spitze sich abwärts wendende Anthere paßt gerade in die zwischen Mesidium und Epichil vorhandene Vertiefung des Labellums. Vom Hypochilium ist noch an Knospen von 5 mm Länge keine Spur vorhanden, es sitzt vielmehr das seitlich am Grunde mit den nun schon deutlicher erkennbaren Hörnchen versehene Mesochil unmittelbar dem Rande des Axenbechers auf.

Das Hypochilium entsteht dann endlich durch intercalares Wachstum zwischen Labellum und Axe, — es wird hier im Blütenlängsschnitt ein verhältnißmäßig dünnes Band eingeschaltet, das sich langsam weiter ausbildet. Dasselbe ist an größeren Knospen von *St. tigrina*, deren Epi- und Mesochil zusammen etwa 5 mm messen, noch kaum einen Millimeter lang. Noch ältere Knospen derselben Art mit 16 mm langer Säule, 12 mm langem Epichil und 7 mm messenden Hörnern haben immerhin erst ein Hypochil von 4 mm Länge.

Wo zwischen einem sitzenden Organ und der Axe ein Stiel oder analoges Gebilde eingeschaltet wird, ist es stets schwer zu entscheiden, ob die Zellen, aus denen die intercalare Bildung hervorgeht, zur Axe oder zu dem Blattorgan selbst gehören, und diese Schwierigkeit ist um so größer, wenn nur ein beschränktes Material zur Untersuchung zur Verfügung steht. Ich glaube aber doch annehmen zu sollen, daß diese letzte Streckung unter der eigentlichen Blattanlage, also in der Axe erfolgt.

Danach würde morphologisch für *Stanhopea* zu schließen sein, daß zunächst das Mesidium und die Pleuridien nicht den Werth von Staminodien haben, sondern spät entstehende Auswüchse des Lippengrundes sind, daß das Mesochil zum Labellum

gehört, daß dagegen das Hypochil eine dem Säulenfuß analoge, spät durch Axenstreckung eingeschaltete Bildung ist.

Von *Gongora galeata* habe ich nur einzelne Entwicklungszustände gesehen. Ganz junge Knospen haben große Aehnlichkeit mit denselben Stadien von *Stanhopea*. Später erscheint am Grunde des zarten Endlappens das fleischige Mesochil mit feinen erst spät angelegten Auswüchsen, ganz zuletzt wird das Hypochil eingeschaltet. Ob Meso- und Hypochil hier aus der ursprünglichen Anlage des medianen Petalums oder aus der Axe hervorgehen, vermag ich noch nicht anzugeben.

Es fragt sich jetzt hauptsächlich, ob auch bei *Houlletia*, *Phalænopsis* u. f. w. die Pleuridien aus dem unteren Theil des Labellums oder aus dem Säulenfuß d. h. aus der Axe entspringen. Es wäre ja sehr wohl denkbar, daß solche feitliche und mediane Auswüchse, welche wesentlich dazu dienen, die Bewegungen der befruchtenden Insecten auf den Raum zu beschränken, wo sie die Pollinien leicht entfernen können, einmal aus einem Phyllom und bei einer anderen Gattung aus der Axe entwickelt werden, ebenso wie Stacheln und andere speciellen physiologischen Functionen dienende Organe bald auf Zweigen und bald auf Blättern entstehen. In dem Gedanken, daß die Pleuridien bei *Houlletia* u. f. w. das feitliche Ausweichen der Insecten hindern, das Mesidium dagegen die letzteren der Säule näher bringt, werde ich dadurch bestärkt, daß auch bei den nicht in Hypochil u. f. w. gegliederten Lippen vielfach eine physiologisch wie das Mesidium wirkende mittlere Wucherung vorkommt (vgl. Fig. 14), während die aufgerichteten Seitenlappen der Lippe ebenfalls das Insect zwingen, sich parallel der Säule an deren Unterfläche fortzubewegen, indem sie ein feitliches Entkommen nicht gestatten. Jedenfalls würden Untersuchungen über die Blütenentwicklung von *Houlletia*, *Peristeria*, *Acineta* u. f. w. von großem Interesse sein.

Vielfache Aufklärung in allen Fällen, wo die Grenze zwischen

dem Medianpetalum und dem Säulenfuß schwer zu bestimmen ist, dürfen wir wohl von Pelorienbildungen erwarten. Wenn die Blüthe aus dem median symmetrischen Bau in den radiaten zurückkehrt, so wird sie entweder die einseitigen Axenausbreitungen nach allen drei Petalen bilden müssen, oder aber sie werden bei allen dreien fortfallen. Leider habe ich nicht das Glück gehabt, bei einer der mit ausgeprägtem Säulenfuß versehenen Orchideengattungen selbst Pelorien zu finden, dagegen bietet die Literatur doch einige bemerkenswerthe Beobachtungen in dieser Richtung.

Zunächst ist es sicher, daß beide, schon von Maxwell Masters¹⁾ als irregular und regular unterschiedene Pelorienformen bei den Orchideen vorkommen. Für den ersten Fall, kann ich anführen, dimere und trimere Blüthen von *Phajus Wallichii* Ldl. mit zwei, beziehungsweise drei Lippen und ebensoviele Kronaxenspornen, wie sie Magnus²⁾ beschrieben und abgebildet hat, ferner Blüthen von *Phalænopsis equestris* Rchb. f., welche Maxwell Masters erwähnt³⁾. Für den zweiten Modus wäre zu nennen zunächst *Dendrobium normale* Falc.⁴⁾ und die verwandten, bei Lindley⁵⁾ die Section *Aclinia* bildenden Formen. Hier nimmt die Lippe die Form der paarigen Petalen an und gleichzeitig verschwindet — was für unsere Frage von Wichtigkeit ist — die Kinnbildung völlig. Weiter hat Maxwell Masters⁶⁾ ähnliche Pelorien von *Phalænopsis Schilleriana* Rchb. f. beschrieben, wo an Stelle der Lippe ein den paarigen Petalen gleich geformtes Blatt trat, während der ganze untere Theil des «Labellums» nicht ausgebildet war. Derselbe⁷⁾ bildet eine

¹⁾ Vegetable Teratology. 1869, London. Ray Society. S. 219.

²⁾ Teratologische Mittheilungen. Verhandl. d. botan. Vereins d. Prov. Brandenburg. XXIV., 1882, S. 112.

³⁾ a. a. O. S. 231.

⁴⁾ Annals a. Magaz. of natur. History. Vol. III., S. 196.

⁵⁾ Contributions to the Orchidology of India. Journ. Linnean Society. III., S. 9.

⁶⁾ a. a. O. S. 224.

⁷⁾ a. a. O. S. 402.

dimere Pelorie von *Calanthe veratrifolia* R. Br. ab, welche die Kronaxensporne völlig verloren hat. Weiter beschreibt Reichenbach¹⁾ eine Pelorie von *Aerides crispum* Ldl., wo auch wieder nach Wegfall aller von der Axe gebildeten Theile an Stelle des «Labellums» nur «eine kleine ungetheilte tepaloide spornlose Platte» vorhanden war. Eine vermittelnde Stellung nimmt eine von Magnus²⁾ beobachtete Pelorie von *Maxillaria luteo-alba* Ldl. ein, bei welcher zwar die drei Petalen die sonst der Lippe allein zukommende Form angenommen hatten, dabei aber doch die Kinnbildung vollständig verschwunden war.

Nach alledem würde es also nichts gegen die oben entwickelte Auffassung beweisen, wenn z. B. eine *Houlletia* mit drei nach Hypochil, Epichil, Mesidium und Pleuridien vollständigen «Lippen» beobachtet würde, — es wäre das nur analog den mehrspornigen *Phajus*-Blüthen, in denen ja auch die sonst nur einseitige Axenausbreitung nach drei Richtungen entwickelt vorkommt. Wohl aber würde meine Vermuthung unterstützt werden durch Pelorien, welche nur drei Epichile besitzen, während alles andere, analog wie bei *Maxillaria luteo-alba*, verschwunden wäre.

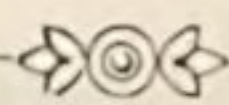
Leider habe ich mich nicht in den Besitz einer Bildungsabweichung setzen können, die in diesem Frühjahr in South Kensington von Herrn Major Lender ausgestellt wurde, einer *Phalænopsis Stuartiana* Rchb. f. nämlich, deren Petalen die Schwalbenschwanzform zeigten, welche sonst nur dem «Endlappen der Lippe», also vielleicht dem eigentlichen medianen Petalum allein zukommt. Dieser Fall wäre dann so zu deuten, daß hier die paarigen Petalen den unpaaren gleich wurden. Wie aber die eigenthümliche Axenausbreitung, das Hypochil der

¹⁾ Morphologische Mittheilungen in Bezug auf die Orchideenblüthe. Botan. Zeitung 1877, S. 41.

²⁾ Ueber zwei Pelorien von Orchideen. Sitzungsber. d. botan. Vereins d. Prov. Brandenburg. Bd. XXI., 1879, S. 154.

Lippe, sich dabei verhielt, konnte ich mit Sicherheit nicht feststellen.

Man dürfte endlich vielleicht vom Gefäßbündelverlauf Aufklärung in diesen morphologischen Fragen erwarten. Dem gegenüber kann ich zunächst nur hervorheben, daß ich dem Verlauf der Bündel nur da eine Bedeutung beilegen kann, wo ein Fibrovasalstrang noch vorhanden ist, während das Organ, zu dem er führte, verschwand. Umgekehrt dagegen kann, namentlich bei den Orchideenblüthen, die Verforgung eines Gebildes mit einem oder mehreren Gefäßbündeln niemals dessen Dignität als besonderes Phyllom beweisen. In die einzelnen Auswüchse auf der Oberseite der Lippe mancher *Oncidium*-Arten, ja in die beiden Geißeln am Ende des Labellums vom *Phalaenopsis amabilis* gehen Fibrovasalstränge ein, und doch wäre es ganz unmöglich diese Gebilde als Rudimente ganzer Phyllome zu deuten. Es ist überhaupt mit dem Gefäßbündelverlauf für die Deutung der Orchideenblüthe viel Mißbrauch getrieben worden, worauf wir gleich ausführlicher zu sprechen kommen werden.



III. Das Mesopetalum und die Beziehungen desselben zu benachbarten Staminodien.

Im vorigen Abschnitt ist dargelegt worden, daß diejenigen Theile der Orchideenblüthe, welche man mit dem Namen des «Labellums» bezeichnet, nicht in allen Fällen mit Sicherheit bloß dem medianen Petalum entsprechen. Trotzdem möchte ich aus Zweckmäßigkeitsgründen diesen Ausdruck nicht fallen lassen, sondern ihn beibehalten als einen physiologischen Begriff, insoweit die Gesamtheit der der Säule gegenüberstehenden Organe ja bei der Bestäubung als Landungsplatz der Insecten

u. f. w. eine besondere Rolle spielt, gleichgültig ob an dessen Bildung sich die Axe, ein oder mehrere Phyllome betheiligen. Im Gegensatz dazu wäre dann als «Mesopetalum» ausschließlich das unpaare innere Perigonblatt für sich zu bezeichnen.

Diese Unterscheidung würde, abgesehen von den Axenausbreitungen, gegenstandslos werden, wenn die Behauptung sich als richtig erweisen sollte, daß jede, auch die einfachste Lippe einer Orchideenblüthe eine Combination des Mesopetalums mit benachbarten Staminodien darstellt, wenn mit anderen Worten das Mesopetalum allein gar nicht vorkommt. Es wird zweckmäßig sein diese Hypothese kritisch zu besprechen, ehe wir genauer auf die Formenbildung eingehen.

Robert Brown¹⁾, der vielfach als der Urheber der in Rede stehenden Ansicht genannt wird, hat dieselbe in so weiter Ausdehnung nicht aufgestellt — er hat lediglich das Anhängsel auf der Mittellinie des Labellums von *Glossodia* R. Br., *Pterostylis* R. Br., *Epiblema* R. Br. und *Chiloglottis* R. Br. als ein unpaares Staminodium gedeutet und hinzugefügt, diese Deutung sei vielleicht überall angezeigt, «where the labellum is furnished with a process however minute arising from its axis». Ganz allgemein hat dagegen Endlicher²⁾ die Betheiligung der Staminodien und sogar eines Narbenlappens an der Bildung der Lippe behauptet. Er sagt 1841: «Habemus itaque in Orchideis perigonium hexaphyllum biseriatum et stamina sex itidem biseriata cum stylo bifido ita coalita ut seriei exterioris unicum anticum fertile cum interioribus duobus utrinque contiguis styli cruri concrescat, altero styli ramo hebetiori cum staminibus duobus exterioribus et interiorum uno perigonii foliolo interiori postico adnascente.» Gegen diese Auffassung erhob schon 1842 Irmisch³⁾ Widerspruch, indem er namentlich den «Stylus»

¹⁾ On *Apostasia*. Wallich *Plantae Asiaticae rariores*. Vol. I., 1830, S. 74.

²⁾ *Enchiridion botanicum*. 1841, S. 115.

³⁾ Bemerkungen über die *Epipactis*-Arten der deutschen Flora. *Linnaea* XVI., 1842, S. 458.

richtig als dreizählig deutete, womit fein der Lippe angewachfener Zweig fortfiel, und weiter betonte, daß wenigftens bei *Epipactis* das Labellum fich erft ganz fpät gegenüber den paarigen Petalen differenzirt, ohne daß dabei Andeutungen von der Lippe angewachfenen Staubfäden bemerkbar wären. Lindley¹⁾ nahm Anfangs nur einen der Lippe angewachfenen Stylusaft an: «labellum . . . nunc appendice carnosâ duplici simplici e stigmate ortum ducente auctum»; erft 1852 erklärte er bei Befprechung von *Zygostates* Ldl.²⁾, wo außer dem medianen Anhängfel noch zwei feitliche am Lippengrunde auftreten, R. Brown's Annahme für mehr und mehr wahrſcheinlich und wohl allgemein gültig. Reichenbach³⁾ machte mit Recht auf die Unſicherheit aller derartiger Hypotheſen aufmerkſam, ſo lange dieſelben nicht durch Anatomie und Entwicklungsgelchichte geſtützt ſein. Im Jahre 1853 dehnte Lindley⁴⁾ die Annahme von vorhandenen und mit der Lippe verbundenen Staminodien weiter aus, — er erklärte die Wülſte auf der Lippe von *Odontoglossum* Ldl. für drei, die entſprechenden Gebilde bei *Anacamptis* Rich. und *Cymbidium* Sw. für zwei, das mittlere Anhängfel bei *Maxillaria* R. Pav. für ein Staminodium — auffallenderweiſe iſt letzteres hier auch in dem Diagramm von *Zygostates* allein angenommen. Bei *Cypripedium*, *Orchis*, *Dendrobium* Sw., *Sarcopodium* Bl. wird eine Betheiligung der Staminodien am Aufbau der Lippe nicht vorausgeſetzt.

Der erſte Verſuch zur anatomifchen Begründung der Endlicher'schen Hypothefe wurde dann 1862 von Darwin⁵⁾ gemacht. Derſelbe verfolgte, wie es Robert Brown für die Säule ſchon 1831 gethan hatte, den Gefäßbündelverlauf im Perigon und

1) Genera and species of orchideous plants. 1840, S. XIII.

2) Folia orchidaceae. Gattung *Zygostates*. S. 3.

3) Botan. Zeitung. 1852, S. 917.

4) Vegetable Kingdom. 3. Edition, S. 183.

5) a. a. O. 291.

fand, daß jedes Sepalum wie jedes paarige Petalum nur ein Bündel erhält, während in das Labellum drei Fibrovasalfstränge eintreten, von welchen die seitlichen ihrer Stellung nach demjenigen des einzigen fruchtbaren Staubblatts entsprechen, d. h. ebenfalls sich nach abwärts mit denjenigen Bündeln vereinigen, welche aus den Sepalen kommen. Darwin beobachtete dies Verhalten auch bei sehr schmalem, anscheinend ganz einfachem Labellum, so bei *Malaxis* Sw., *Herminium* L. und *Habenaria* W., und schloß daraus, daß die Lippe überall aus dem medianen Petalum und aus zwei paarigen petaloiden Staubblättern des äußeren Kreises bestehe. Das Bündel für das unpaare Staubblatt des inneren Kreises sah Darwin dagegen, wenn es überhaupt vorhanden war, nie in das Labellum eintreten, sondern er verfolgte dasselbe vielmehr in die Vorderseite der Säule hinein — freilich konnte er die von R. Brown genannten Gattungen, wo dieser Staubfaden auf der Lippe erscheinen sollte, nicht untersuchen und hält für diese Brown's Deutung für nicht unzulässig. Darwin fand auch bereits, daß der Gefäßbündelverlauf nicht stets den morphologischen Grenzen sich fügt; er sah z. B., daß die paarigen Petalen und das mediane Sepalum von *Habenaria* W. und *Bonatea* W. zwar ihre Mittelrippenbündel als drei gefonderte Stränge an der Rückseite des Fruchtknotens hinabfenden wie sonst, daß aber die Seitenbündel dieses Sepalums sich mit denen der Petalen verbinden, während die labioflosen Bündel der letzteren mit denen der paarigen Sepalen sich vereinigen. Darwin erkennt die Schwierigkeit nicht, welche dieser Befund seiner Deutung entgegensetzt, indem man nach derselben auch die Seitenbündel der Lippe, welche den labioflosen seitlichen Gruppen von Fibrovasalfsträngen sich anschließen, als solche abirrende Stränge eines dennoch einheitlichen Organs deuten könnte. Er glaubt aber trotzdem nach dem ganzen Bauplan der Blüthe an seiner Auffassung festhalten zu sollen.

Rohrbach¹⁾ fand dann 1866, daß bei *Epipogon Gmelini* Kl. die den paarigen äußeren Staubblättern entsprechenden Bündel ebenfalls in die Lippe eintreten und schließt sich Darwin's Auffassung an. In einer 1867 überreichten, erst mehrere Jahre später gedruckten Abhandlung lehrte ferner Van Tieghem²⁾ eine neue Modification des Gefäßbündelverlaufes kennen, indem nach ihm bei *Phajus Wallichii* Ldl., *Angrecum eburneum* Ldl., *Dendrobium Pierardi* Roxb. das für die Lippe bestimmte Bündel sich zuerst tangential in mehrere Zweige theilt, die sich dann z. Th. radial gabeln, wobei die unteren Bündel, sich vielfach verästelnd, das Fibrovasalsystem der Lippenfläche liefern, während die oberen zwar zu keinem besonderen Organ führen, aber doch das unpaare Staubblatt des inneren Kreises andeuten. Die Bündel für die paarigen Staubblätter vereinigen sich rechts und links zu je einem in das Gynostemium verlaufenden Strang, treten also hier nicht in die Lippe ein. Bei *Cypripedium* L. sind innerhalb der Stränge der sich vereinigenden paarigen Sepalen sehr zarte Bündel vorhanden, welche nach Van Tieghem den paarigen äußeren Staubblättern entsprechen, aber nicht in die Lippe eintreten. Eichler³⁾ giebt eine Zusammenstellung der verschiedenen Meinungen über diesen Gegenstand und schließt, «Wollen wir auf den Verlauf der Gefäßbündel soviel Nachdruck legen, als Darwin und Van Tieghem es thun, so zeigen obige Untersuchungen, daß wir für das Andröcium der Orchideen eine größere Mannigfaltigkeit anzunehmen haben, als gemeinhin geschieht . . ., ob das (unpaare) Glied a_3 des inneren Kreises ins Labellum oder ins Gynostemium aufgenommen wird, oder ob es sich wie bei *Glossodia* selbständig ausbildet, und ob die (paarigen) Glieder A_2 , A_3 des äußeren Kreises ins Labellum

¹⁾ Ueber den Blütenbau und die Befruchtung des *Epipogon Gmelini*. Göttinger Preisschrift. 1866, S. 15.

²⁾ a. a. O. S. 86.

³⁾ Blüthendiagramme. I., S. 183.

gehen oder nicht, das sind Nebenpunkte, in denen keine Constanz herrscht.»

Im Jahre 1877 sprach sich Reichenbach¹⁾ entschieden gegen das Vorkommen von Staminodien im Aufbau des Labellums aus, indem er namentlich auf die Fälle hinwies, in welchen die drei labioskopien Staminodien, welche nach R. Brown und Lindley in der Lippe enthalten sein sollten, auf der Säule oder als freie Bildungen unabhängig von der Lippe vorkommen (*Arundina*, *Uropedilum*).

Gérard²⁾ gab 1879 eine Uebersicht über den Stand der Frage und stellte neue Untersuchungen über die Gefäßbündelvertheilung in der Orchideenblüthe an. Nach ihm gehen bei *Dendrobium Pierardi* die Stränge, welche von den Bündeln der paarigen Sepalen sich abzweigen, in die Säule und der Strang des Mesopetalum bildet keine radiale Abzweigung, so daß in das letztere nur ein einziges Bündel eintritt. Ebenso verhält sich nach Gérard *Isochilus* — bei *Epidendrum fragrans* u. f. w. geben die für die paarigen Sepalen bestimmten Bündel durch radiale Theilung einen Zweig für die Staminodien der Säule, durch tangential Spaltung (*r*) einen in die Lippe eintretenden Strang ab. Bei *Phajus* werden Van Tieghem's Angaben im Wesentlichen bestätigt. Auch bei *Vanda*, *Oncidium*, *Zygopetalum* und *Cymbidium* sah Gérard die Abzweigungen der Stränge der seitlichen Sepalen in die Säule und nicht in die Lippe eintreten, während *Brassia* sich wie *Phajus* verhält. Bei *Aerides odoratum* und *Calanthe veratrifolia* geben die Stränge der paarigen Sepalen keine «Staminodialbündel» für die Säule ab sondern nur durch tangential Theilung je ein in die Lippe eintretendes Bündel. Ebenso verhalten sich alle von Gérard untersuchten *Ophrydeae*, *Arethuseae* und *Neottieae*. Von einer

¹⁾ Botan. Zeitung. 1877, S. 38 f.

²⁾ Sur l'homologie et le diagramme des Orchidées. Annal. Scienc. natur. Bot. 6 Série, T. VIII, 1879, S. 213 f.

radialen Spaltung des für das Mesopetalum bestimmten Bündels fand Gérard nirgends eine Spur. Er spricht sich im Ganzen dahin aus, daß allerdings radiale Theilung eines der in die Perigonblätter eintretenden Bündel die Anwesenheit eines Staubblatts anzeige, daß dagegen tangential Spaltungen keine Bedeutung hätten. Da er nun, wo Radialtheilung auftritt, die inneren Bündel stets in die Säule verfolgen konnte, den seitlichen Spaltungen aber eine morphologische Bedeutung abspricht, so erklärt Gérard die Darwin'sche Anschauungsweise für irrig. Uebrigens erwähnt derselbe Verfasser schon eine Anzahl von Gattungen (*Cattleya*, *Maxillaria*, *Catasetum*), wo die Menge der Bündel es unmöglich machte deren Verlauf überhaupt genau zu verfolgen.

Ueber den Gefäßbündelverlauf von *Paphiopedilum venustum* hat endlich Magnus¹⁾ noch einige Angaben gemacht, wonach auch hier Abzweigungen der Bündel der Lateralsepalen in die Lippe eintreten — Darwin's Hypothese ist aber dabei nur flüchtig berührt worden.

Zunächst bedarf wohl die Frage einer Besprechung, ob wir dem Gefäßbündelverlauf eine solche Bedeutung beilegen dürfen, wie dies in den eben dargelegten Betrachtungen geschehen ist. Zunächst fällt dabei auf, daß derselbe hier überall wesentlich anders aufgefaßt wird, als es nach den grundlegenden Untersuchungen von Nägeli u. f. w. geschehen sollte. Es treten nicht aus den vorhandenen Bündeln des Stammes Auszweigungen in die Blätter ein, sondern es entstehen vielmehr von deren Ursprungspunkten aus Bündel, welche sich einmal ins Blatt hinein fortsetzen, andererseits in irgend einer Weise ihren Anschluß an die älteren Bündel des Stammes erreichen, welche in der ungeheuren Mehrzahl der Fälle selbst wieder Blattspurstränge sind.

¹⁾ Verhandl. d. botan. Vereins f. d. Prov. Brandenburg. Bd. XXII., 1880, S. XVI.

Was ist nun thatfächlich beobachtet? Bei einigen Arten vereinigen sich sämmtliche in der Lippenfläche verlaufende Bündel zu einem einzigen, welches sich senkrecht in der Wand des Axenbechers in den Blütenstiel hinabzieht und erst in der Blütenstandsaxe seinen Anschluß an andere Bündel findet (*Dendrobium* u. f. w.), oder wohl noch richtiger, es entstand an der Ursprungsstelle der Lippe ein Bündel, welches in deren Fläche hinein in eine Menge von Procambiumsträngen, späteren Gefäßbündeln, ausstrahlte, sich nach unten dagegen einfach fortsetzte. Wir haben hier einen der im Allgemeinen seltenen Fälle, wo die Blattspur einsträngig ist, wie das bei den Kotyledonen von *Papaver*, *Lepidium*, *Spergula*, *Silene*, *Portulaca*, bei den Laubblättern von *Iberis*, *Arabis*, *Jasminum*, *Sarothamnus*, bei den Kotyledonen von *Allium*, sowie nach den obigen Darlegungen bei den meisten Sepalen und Petalen der Orchideen, wie auch anderer monokotyler Pflanzen beobachtet wurde. Oder aber es treten aus dem Labellum drei Stränge in den Stamm ein — der mediane geht ebenfalls einfach herunter bis zu seinem Eintritt in die Blütenstandsaxe, die beiden seitlichen dagegen verlaufen eine kurze Strecke nahezu parallel mit den nächst benachbarten von den paarigen Sepalen herkommenden Bündeln und schließen sich dann diesen an, um mit ihnen vereintläufig in den Blütenstiel herabzugehen. Beweist dieser Sachverhalt an sich eine Zusammensetzung der Lippe aus drei Blattorganen? In keiner Weise, denn eine Menge einfacher Laubblätter hat drei Blattspurstränge, von welchen einer senkrecht abwärts geht, während die beiden anderen sich den nächst benachbarten Strängen tiefer inserirter Blätter anschließen. Hat doch Darwin selbst beobachtet, daß aus dem medianen Sepalum von *Habenaria* verschiedene Stränge austreten, deren mittlere senkrecht abwärts gehen, während die seitlichen sich, ganz wie es mit den Seitensträngen des Labellums der Fall ist, den nächst benachbarten Strängen, in diesem Fall denjenigen der paarigen Petalen, anschließen.

Ist darum das Sepalum von *Habenaria* ein aus drei Phyllomen, etwa unter Zuziehung der feitlichen inneren Staubblätter, entstandenes Gebilde?

Aus Van Tieghem's¹⁾ Angaben über den Gefäßbündelverlauf in der Blüte von *Alströmeria* folgt außerdem, daß hier sogar unzweifelhaft einfache Gebilde, nämlich die sämmtlichen Staubblätter dieser Amaryllidee, ihre Stränge beim Eintritt in die Axe gabeln und diese Gabelzweige an die Stränge der Perigonblätter anlegen. Verfolgt man hier den Gefäßbündelverlauf, wie es Darwin bei der Orchideenblüte gethan hat, in der Richtung von unten nach oben, so könnte man schließen, die Staubblätter seien aus einer Verwachsung zweier Seitenlappen der Perigonblätter entstanden, was doch gewiß nicht der Fall ist.

Nach alledem kann ich den Gefäßbündelverlauf in der Blüte nicht anders beurtheilen als denjenigen in der Laubblattregion und muß ihm insoweit jede Beweiskraft absprechen, als es sich um den Anschluß der in der Blattfläche in einer Ebene entwickelten Bündel nach ihrem Eintritt in die Axe handelt. Daß die Lippe bei den Orchideen in der Regel mehr Bündel hat als die Petalen und Sepalen, folgt einfach daraus, daß sie auch ein bei weitem stärker entwickeltes Blattorgan ist — die wenigen Fälle, wo wie bei *Herminium* u. s. w. aus einer schwachen Lippe mehrere Bündel austreten, finden ihr Analogon in dem eben erwähnten Sepalum von *Habenaria*. Es wird sich dabei ferner darum handeln, ob eine solche im fertigen Zustand schmale Lippe nicht mit eben so breiter Basis angelegt wurde wie ganz große Lippenformen — denn für die Anzahl der aus einem Blatt in den Stamm eintretenden Bündel entscheidet die Natur der ersten Anlage — ein späteres größeres oder geringeres Wachsthum des Organs ist wegen der sehr frühen Anlage der Procambiumstränge ohne Bedeutung für die Zahl der Hauptbündel am Entstehungsorte des ersteren.

¹⁾ a. a. O. S. 62.

Wir kämen nun zu dem zweiten Argument für die allgemeine Entstehung der Lippe aus dem Mesopetalum und zwei petaloiden Staubblättern, zu ihrer Dreitheiligkeit. Daß diese letztere an sich nichts beweist, ist klar — bei *Clarkia*, *Hypocoum* u. A. haben wir dreitheilige Petalen, ohne daß man an deren Einfachheit zweifeln könnte. Außerdem giebt es ja eine Menge Orchideen mit ganz einfachem Labellum, und wenn in dieses, wie bei *Dendrobium Pierardi*, auch nur ein Bündel eintritt, so fehlt gewiß jede Veranlassung, um eine Zusammensetzung anzunehmen.

Es giebt aber auch sehr gewichtige Gründe, welche unmittelbar gegen die allgemeine Betheiligung der paarigen äußeren Staubblätter am Aufbau der Lippe sprechen. Die wenigen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, welche wir über Orchideenblüthen besitzen, zeigen nichts davon. Crüger¹⁾ beobachtete schon 1849, daß bei *Epidendrum* die Lippe Anfangs einfach ist und erst sehr spät ihre seitlichen Lappen und die auf ihrer Fläche befindlichen Höcker entwickelt — von seitlichen, den paarigen Gliedern des äußeren Kreises entsprechenden Anlagen konnte er nichts finden. Irmisch²⁾ sah bei *Cypripedium Calceolus* an jungen Blüthenanlagen zwar einen vor der Lippe stehenden Höcker, der dem bei *Uropedium* fruchtbar entwickelten unpaaren Staubblatt des inneren Kreises entspricht, aber dieser Höcker wurde nicht für die Formbildung der Lippe verwandt. Endlich Payer³⁾ beobachtete allerdings die rechts und links vom Labellum stehenden Staminodien bei *Calanthe veratrifolia* als kleine Höcker, aber sie geben nicht die Seitenlappen der dreitheiligen Lippe, sondern bleiben bald in der Entwicklung zurück und erscheinen in der fertigen Blüthe als kleine Wülste.

Ich möchte hier ferner diejenigen Pelorien anführen, welche drei Lippen von normaler Gestalt entwickelt haben, wie dies

¹⁾ a. a. O. S. 494 f.

²⁾ Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen. 1852, S. 42.

³⁾ a. a. O. S. 666, Taf. 142, Fig. 11, 16, 18, 20.

bei *Oncidium Papilio* Ldl.¹⁾, *Phajus Wallichii* und vielen anderen Arten beobachtet wurde, sowie die tetrameren Blüthen mit zwei dreitheiligen Lippen²⁾. Es kann hier unmöglich jedes Labellum außer dem Petalum noch je zwei Staminodien des äußeren Kreises enthalten, denn das gäbe deren sechs, beziehungsweise vier, und es sind nur drei vorhanden. Man müßte hier schon die Hypothese dahin abändern, daß nur je zwei halbe Staminodien die Seitenlappen der Lippe bilden. Außerdem sind aber die Fälle gar nicht selten, in welchen die rechts und links vom Labellum stehenden Staubblätter selbständig blattartig entwickelt werden. Sie erscheinen dann, ohne daß die Dreilappigkeit oder sonstige Form der Lippe verändert würde, als der letzteren völlig gleichgestaltete Organe. Ich habe dies bei *Pleurothallis velaticaulis* Rchb. f. mehrfach beobachtet. Es waren hier bei sonst ganz normal entwickelter Blüthe rechts und links neben dem in seiner Form unveränderten Labellum noch zwei ganz ebenso gebildete Blättchen vorhanden oder auch von letzteren nur eines ausgebildet. Nach der Stellung dieser überschüssigen Lippen mußten dieselben den paarigen äußeren Staubblättern entsprechen, diese konnten also nicht an der Bildung des normalen Labellums Theil genommen haben, auch entsprachen die accessorischen Lippen selbst nur einem Blattorgane, trotzdem sie bei *Pleurothallis* deutlich dreilappig waren. Auch die oben noch als möglich zugelassene Hypothese der Verwendung nur halber Staubblätter zu den Seitenlappen der Lippe ist hier nicht zulässig.

Es liegt mir ferner vor eine Blüthe von *Odontoglossum citrosmum* Ldl. mit normalen Sepalen und paarigen Petalen, aber drei neben einander stehenden gleichen Lippen, von welchen die paarigen rechts und links vom normalen Labellum gerade vor den paarigen Sepalen stehen, also als Vertreter der paarigen

¹⁾ Reichenbach, Botanische Zeitung. 1877, S. 40.

²⁾ Seubert in Linnæa. Bd. XIV., 1842, T. XIV.

Staubblätter des äußeren Kreises betrachtet werden müssen. Die Lippe ist hier nicht dreilappig, sondern hat nur einen lang gestielten Endlappen mit zwei Wülsten auf dem Stiel. Jedenfalls können auch hier die blattartig in der Form von überschüssigen Lippen entwickelten Staubblätter nicht gleichzeitig Bestandtheile des normalen Labellums sein und zwar auch nicht wohl zur Hälfte, da die beiden seitlichen Lippen kein Zeichen halbseitigen Baues zeigen, sondern in allen Punkten dem normalen Labellum gleich sind.

Daß man auf diesem Gebiet sehr vorsichtig sein muß, haben mir monströse Blüten von *Epidendrum ciliare* L. bewiesen. Die erst oben an der Säule frei hervortretende Lippe besteht hier aus einem fadenförmigen Mitteltheil, der, abgesehen von seiner geringeren Breite, seiner Gestalt nach gut mit den übrigen fünf Perigonblättern stimmt, und aus zwei nach dem Mitteltheil hin ganzrandigen, nach außen fein zerschnittenen Seitenlappen. Es liegt ziemlich nahe diese fremdartigen Bildungen als Staminodien

zu deuten. Nun fand ich aber Blüten, in welchen die paarigen Sepalen der Säule bei bisweilen fehlenden paarigen Petalen weit hinauf angewachsen und dabei so zerschnitten waren, daß ihre nach dem Labellum gewandte Hälfte ganz in der gleichen Weise durch einen auf der Innenseite der Mittelrippe herabgehenden Schnitt abgetrennt und ebenso zerfranst war. Selbst wenn man annehmen wollte, die mit *x* bezeichneten einseitig ausgebildeten Lappen entsprächen nur einem halben Staubblatt und die an den paarigen Sepalen abnormerweise zum Vorschein kommenden gleichen Bildungen der anderen Hälfte, so würden sich die beiden Theile des Staminodiums die gefranste

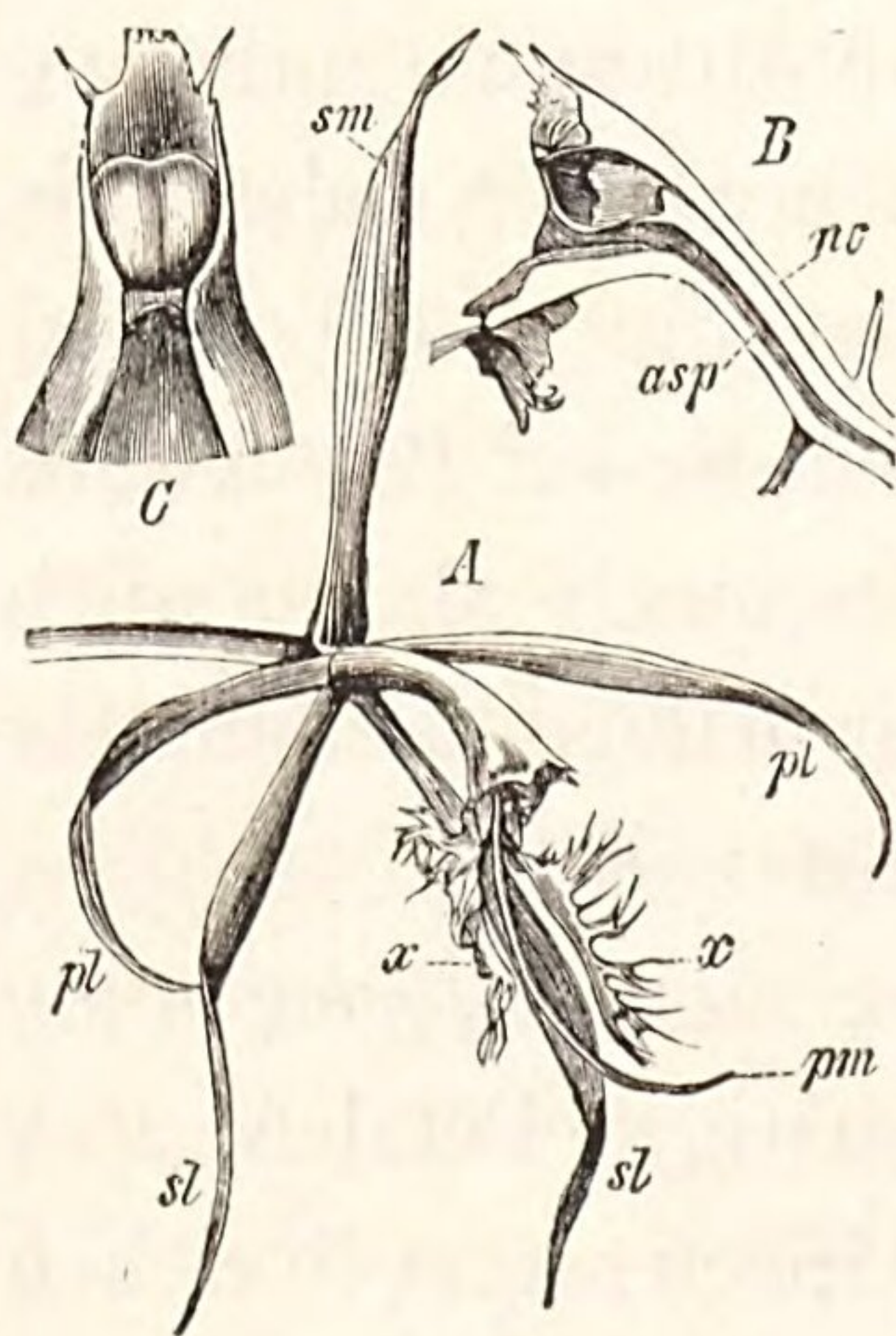


Fig. 41. *Epidendrum ciliare* L.
A Blüthe, B Säulenlängsschnitt, nc Narbenkanal, asp Axensporn, C Säule von vorn.

Seite zukehren, während man doch bei einem halbirten Blatt das Gegentheil erwarten sollte.

Es ist dann hier eine Reihe weiterer Fälle anzuführen, in welchen die von Darwin als im Labellum enthalten betrachteten Staminodien neben der meistens deutlich dreilappigen Lippe normal frei auftreten. Dies wurde zunächst beobachtet bei *Thelasis pygmæa* Bl. (*Euproboscis pygmæa* Griff.) und *Th. triandra* Bl.¹⁾, wo auf dem Rande des unterständigen Fruchtknotens drei vor den Abschnitten des äußeren Perigonkreises stehende, also dem vollständigen äußeren Staubblattkreis entsprechende fertile Stamina sich finden. Freilich bleibt die Möglichkeit, daß diese Formen Pelorien sind, auch ist die Lippe bei ihnen sehr einfach gestaltet. Die Section *Aclinia* Griff. von *Dendrobium*²⁾, welche wohl sicher als nur pelorische Bildung zu beachten ist, soll, da hier die überzähligen Staubblätter auf der Säule auftreten, an dieser Stelle nur kurz erwähnt werden. Weit mehr Interesse für unsere Frage hat dagegen, wie schon Reichenbach hervorhob, *Arundina pentandra* Rchb. f.³⁾. Hier stehen neben dem Lippengrunde zwei schmale, oben ungleich zweispaltige Blättchen, welche ihrer Stellung nach nur die paarigen Staubblätter des äußeren Kreises sein können und deren Deutung in diesem Sinne noch dadurch unterstützt wird, daß auf der Säule drei Staubbeutel vorhanden sind, so daß entschieden eine Neigung zur Ausbildung sonst unterdrückter Glieder vorhanden ist. Auf den ersten Blick scheint hier das halbseitige Aussehen der Staminodien die oben erwähnte Hypothese zu unterstützen, daß eine Hälfte derselben zu der dreilappigen Lippe getreten, die andere frei entwickelt sei. Genauere Vergleichung der Abbildungen Blume's⁴⁾ führt aber zu der Auffassung, daß die vorhandene Asymmetrie der Staminodien vielmehr darauf zurückzuführen ist, daß die dem

1) Blume, Flora Javae et insularum adjacentium nova series. Taf. I., 1858, S. 19.

2) Lindley, Contributions to the Orchidology of India. Journ. Linn. Society. III., 1859, S. 9.

3) Xenia. Bd. II., S. 11, Taf. 105, Fig. 2, 3.

4) Flora Javae Taf. 5 A.

Labellum zugewandten Hälften der letzteren ganz petaloid geworden sind, während die der Säule benachbarten noch durch knopfartige Anschwellung ihrer Spitze die Neigung zur Bildung eines halben Staubbeutels verrathen, woraus eine Asymmetrie ähnlich derjenigen der Staubblätter von *Canna* u. f. w. resultirt.

Ich glaube ferner dieselben Staminodien als petaloide Blättchen bei *Diuris elongata* Sw. nachweisen zu können. Sie sind hier durch eine zarte Membran mit dem fertilen, dem gleichen Kreise zugehörigen und hier nicht von einer Säule getragenen Staubfaden verbunden und wurden wohl bisher als zum inneren Staubblattkreise gehörig betrachtet. Das einzige kräftige Gefäßbündel dieser Staminodien tritt aber so weit nach der Lippe hin in den unterständigen Fruchtknoten aus, daß ich dieselben für die paarigen Glieder des äußeren Staubblattkreises halten muß. Trotzdem aber diese letzteren selbständig entwickelt sind, ist die Lippe doch dreilappig (vgl. Fig. 54).

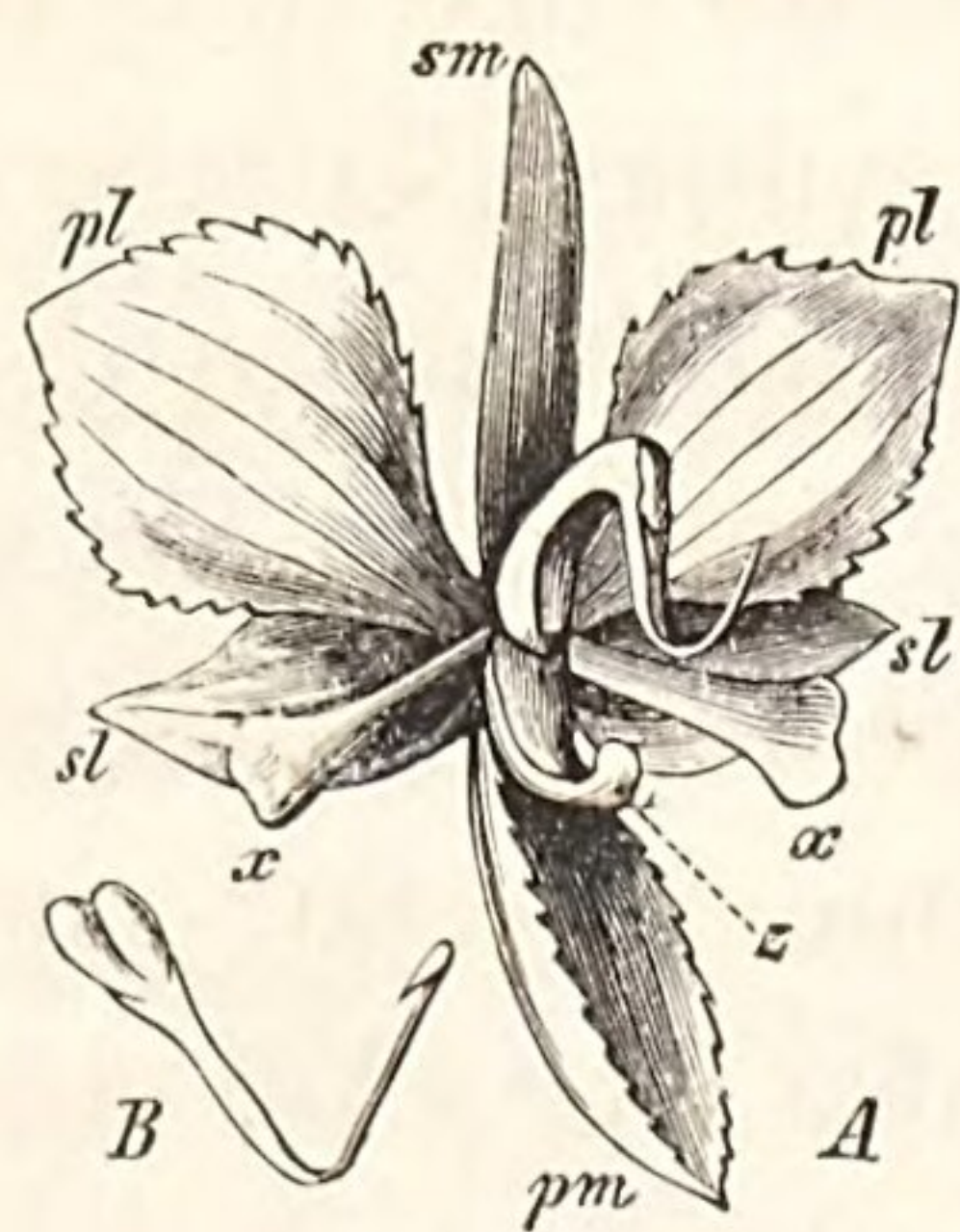


Fig. 42. *Zygostates cornuta* Ldl.
A Blüthe von vorn, x, z vermuthlich Staminodien, B Pollinium.

Wahrscheinlich analog verhält sich *Zygostates* Ldl., wo rechts und links von der ungetheilten Lippe zwei fleischige, am Ende verbreiterte Anhängsel entspringen (x in Fig. 42), die doch wohl als Staminodien zu betrachten sein werden, da sie frei am Säulengrund entspringen. Das Labellum ist hier ungetheilt und den paarigen Petalen sehr ähnlich.

Die allgemeine Gültigkeit der Endlicher-Darwin'schen Hypothese scheint mir nach den vorstehenden Erörterungen unhaltbar — es fragt sich höchstens, ob in besonderen Fällen vielleicht die bei *Diuris*, *Zygostates* u. f. w. auftretenden paarigen Staminodien sich mit der Lippe inniger verbinden. Man könnte hier an die vielfach bei den *Oncidiinae* vorkommenden Seitenlappen des Labellums denken, welche z. B. bei *Trichoceros* H. B. K. ganz am Grunde des letzteren in der Gestalt zweier schmaler, durch

Färbung und Behaarung vom Mittellappen der Lippe verschiedener Gebilde erscheinen und dann bei anderen Gattungen inniger mit den medianen Endlappen verbunden sich vorfinden. Bisweilen sind die drei Theile der Lippe fast gleich und entspringen in gleicher Weise mit dünner Basis aus dem am Lippengrunde



Fig. 43. *Oncidium barbatum* Ldl.

vorhandenen Callus (*O. barbatum* Ldl. Fig. 43), so daß man den letzteren als Säulenfuß betrachten könnte, auf welchem dann drei freie Phyllome inserirt sein würden. Wenn aber auch einerseits der fleischige Callus bei manchen Arten von *Oncidium* und *Odontoglossum* unmittelbar in den Säulengrund übergeht (*Oncidium cheiroporum* Rchb., *O. barbatum* Ldl.), so erscheint er

dafür bei anderen Species derselben Gattungen so entschieden als eine Wucherung des Labellums selbst, daß ich derartige Deutungen hier für sehr gewagt halte. Leider fehlen mir gerade für diese Gattungen noch die jüngsten Entwicklungszustände der Blüthe.

Wir wenden uns nun zu der Frage, in wie weit das gerade vor dem Mesopetalum stehende Glied des inneren Staubblattkreises dicht an der Lippe vorkommt oder sich an dem Aufbau derselben betheiligt.

Frei und als normales Staubgefäß erscheint daselbe regelmäßig nur bei *Uropedilum Lindeni* Rchb. f.¹⁾ Als kleinen Höcker hat es Irmisch an jungen Knospen von *Cypripedium Calceolus* nachgewiesen²⁾. Außerdem kommen aber bei einer ziemlich großen Reihe von Orchideen vor oder auf dem Lippengrund unpaare Gebilde verschiedener Gestalt vor, die als Staminodien gedeutet worden sind.

Es wären hier zuerst zu erwähnen diejenigen Orchideen, auf welche Robert Brown seine Hypothese von der Theilnahme eines unpaaren Staubblatts an der Bildung des Labellums

¹⁾ Xenia. Bd. I., S. 32, Taf. 15.

²⁾ Beiträge. S. 42.

gründete, die terrestrischen Gattungen *Glossodia* R. Br., *Epiblema* R. Br., *Pterostylis* R. Br., *Drakæa* R. Br., *Chiloglottis* R. Br. Bei *Glossodia major* R. Br. befindet sich vor dem ziemlich einfach gestalteten sitzenden Labellum ein in der Medianebene der Blüthe S-förmig gekrümmter blauer, flach fadenförmiger Fortsatz, welcher ein zweitheiliges gelbes Gebilde trägt, das allerdings einem sterilen Staubbeutel nicht unähnlich sieht. Bei *G. minor* R. Br. ist dies Anhängsel tief zweispaltig — endlich bei *G. Brunonis* Endl. liegt über der sehr schmalen, nur ein starkes Gefäßbündel besitzenden Lippe eine breite Membran, in welche drei starke Bündel eintreten. Das mittlere gabelt sich — je ein Ast geht mit einem der seitlichen Bündel in ein großes längliches fleischiges Anhängsel, welches gewissermaßen schmal kahnförmig ist, seinen Kiel dem anderen Anhängsel zuwendet und mit einem auswärts-gekrümmten Fortsatz endet. Die beiden Anhängsel sind etwa eben so lang wie die Lippe und kann ich nicht leugnen, daß mir bei *Glossodia* die Anwesenheit eines bald einfachen, bald tief gespaltenen Staminodiums zum mindesten wahrscheinlich ist — für die Spaltung eines medianen Organs spricht der oben erwähnte Gefäßbündelverlauf, für eine bloße Wucherung der Lippe ist mir das Organ theils zu tief inserirt, theils zu sehr differenzirt. Andererseits haben ja die Anhängsel auf dem Rücken der Staubblätter von Asclepiadeen eine vielleicht noch complicirtere Structur, so daß ohne Entwicklungsgeschichte, die aber zur Zeit wohl nur in Australien untersucht werden könnte, Sicherheit nicht zu gewinnen ist. Reichenbach¹⁾ spricht sich dahin aus, daß ihm *Glossodia major* durch die verwandten Arten ihrer Anrechte — auf ein Staubblatt vor der Lippe — verlußtig zu gehen scheine. *Epiblema grandiflorum* R. Br.²⁾ hat auf dem Nagel des Labellums zwei aufrechte, dicke Anhängsel, welche aufrecht, am

¹⁾ Botanische Zeitung. 1877, S. 40.

²⁾ Bentham, Flora Australiensis. VI., S. 324.

Ende abgerundet und parallel gerichtet find, fcheint fich also *G. minor* zu nähern.

Ueber *Chiloglottis* kann ich Neues nicht mittheilen — nach den Befchreibungen¹⁾ find auf der Lippe mehrere in Form und Zahl wechselnde «Calli» vorhanden, von welchen bei *Ch. diphylla* R. Br. einer oder zwei länger, dick und zurückgebogen, bei *Ch. cornuta* Hook. einer hornartig ift; der ganze Bau nähert fich *Caladenia* R. Br., wo ebenfalls viele warzenartige Gebilde auf dem Lippengrund erfcheinen, die aber nach Bauer's Zeichnungen kaum mehr an Staminodien erinnern; Reichenbach vereinigt beide Gattungen.

Anders fcheint mir die Sache dagegen bei *Pterostylis* und *Drakaea* zu liegen. Bei der letzteren Gattung ift ein deutlicher Säulenfuß vorhanden, an welchem nach Reichenbach's²⁾ Darstellung die paarigen Sepalen herablaufen. Etwas unterhalb von deren labiofkopem Rande ift eine faft hammerförmige Lippe mit dickem behaarten Mittelbuckel elaftifch und reizbar beweglich eingelenkt. Es fragt fich nun, ob der nach innen gekehrte fpatel-förmige und ausgerandete Theil des Hammers ein Staminodium darftellt oder nur ein Lappen des fchildförmig in der Mitte geftielten medianen Petalums ift. Bei vielen *Pterostylis*-Arten ift ebenfalls das die Lippe tragende reizbare flache Band, von dem ich glaube, daß es kein Säulenfuß, fondern der Stiel des Labellums ift, in der Mitte oder im erften Drittel einer flachen Bildung eingefügt, welche rückwärts, nach der Säule hin in eine dünne, an der Spitze knopfartig verdickte und mit Haaren oder anderen Anhängen befetzte, meift zweifpaltige Bildung ausgeht. Bisweilen ift auch der Anheftungspunkt der Lippenfläche unmittelbar an deren Grund. Das Anhängfel hat ja hier manche Aehnlichkeit mit den bei *Glossodia* und *Epiblema* als

¹⁾ Ebenda. S. 390. Hooker, Handbook of the New Zealand Flora. I., S. 269.

²⁾ Xenia. Bd. II., S. 203, T. 189.

Staminodien gedeuteten Bildungen — andererseits besitzt aber *Caleana* R. Br. eine deutlich schildförmige, convexe, auf ihrer

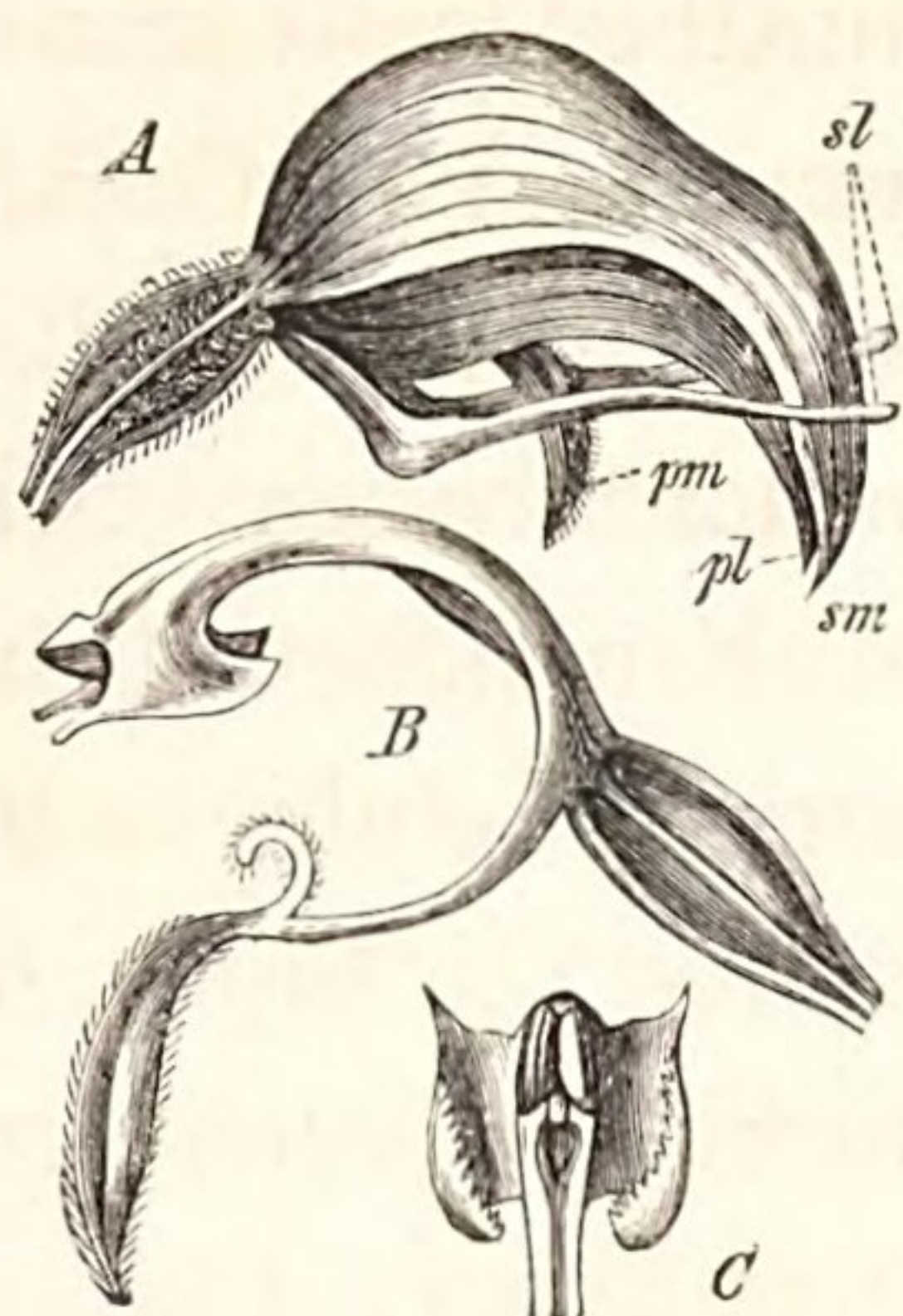


Fig. 44. *Pterostylis* sp.
B Säule und Lippe von der Seite,
C Säulenspitze von vorn.

Unterseite einem ftielartigen Nagel angefügte Lippe, die sich nur sehr künstlich als aus einem Staminodium und dem medianen Petalum verschmolzen deuten ließe. Auch hier wird die Entwicklungsgeschichte das letzte Wort sprechen — ich habe mir vergeblich viele Mühe gegeben, um auch nur eine frische *Pterostylis*-Blüthe zu erhalten. Vorläufig möchte ich das Labellum bei den genannten Gattungen als ein einfaches, wie bei *Tropæolum*, *Victoria* u. f. w. in seiner Fläche gestieltes Blatt betrachten.

Einigermassen ähnliche Verhältnisse finden sich dann noch bei *Appendicula* Bl. und *Podochilus* Bl.¹⁾ Bei ersterer Gattung erinnert die Anheftungsweise der paarigen Sepalen und der Lippe an *Dendrobium*, doch ist die letztere mit breiter Basis dem Säulenfuß angefügt; ihr oberer Theil ist bei *A. pennicillata* Bl.²⁾ etwas nach oben zusammengerollt und durch eine Einschnürung abgetrennt. Etwas unterhalb der letzteren sitzt dann ein pinselförmig behaartes Anhängsel. Bei *Podochilus* bildet der Säulenfuß mit den paarigen Sepalen einen kurzen Sporn, in dessen Grund das Labellum auf dünnem Stiel entspringt. Dasselbe besteht z. B. bei *P. similis* Bl. aus einer concaven dreilappigen aufrechten Spreite und einem nach abwärts umgerollten, vom Stiel nach unten sich erstreckenden breiten Rand, so daß hier der Stiel der Lippe deren Fläche anfüßt. Beide Gattungen scheinen mir in der Structur der Lippe eher mit *Pterostylis* als mit *Glossodia* vergleichbar.

¹⁾ Blume, *Rumphia*. Bd. IV., T. 200 D.

²⁾ Ebenda. T. 200 A, B, C.

Mit letzterer hat dagegen einige Aehnlichkeit *Zygostates* (Fig. 42), wo auch am Lippengrund ein fleischiges Anhängfel (z) vorhanden ist, welches man, so lange die Entwicklungsgeschichte unbekannt ist, wohl ohne Zwang als ein unpaares Staminodium deuten kann. Weniger bestimmt möchte ich mich hinsichtlich

des vielgestaltigen, oft dütenförmigen Auswuchses aussprechen, der bei *Pterygodium* Sw. (Fig. 45) am Lippengrunde sich findet.

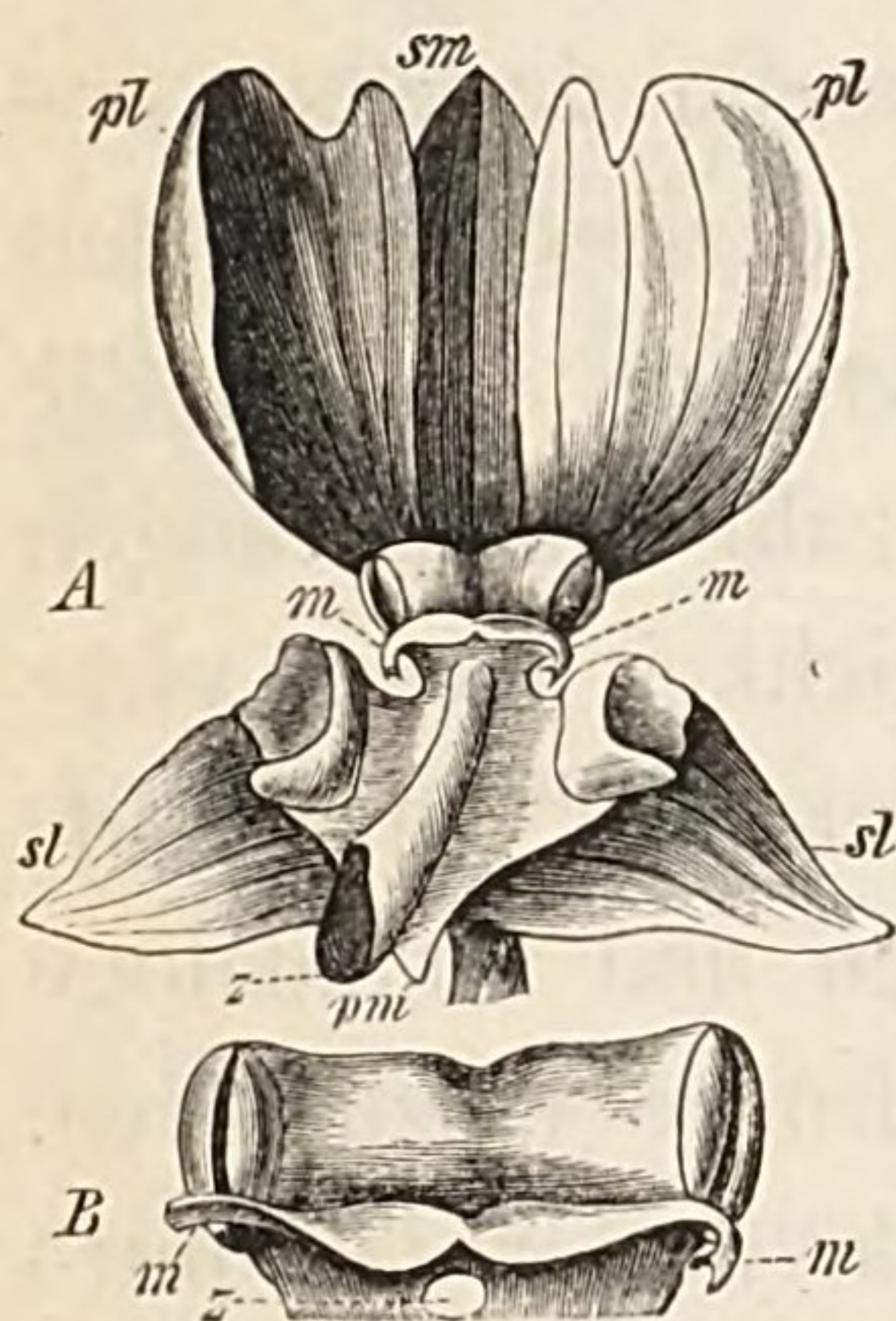


Fig. 45. *Pterygodium Volucris* Ldl. nach Lindley. A Blüte, B Säule von vorn.

Es bliebe dann noch specieller zu erörtern, ob die mannigfaltigen Wülste u. f. w., welche auf der oberen Seite des Labellums bei so vielen *Oncidiinae*, *Zygotepalinae*, *Lycastinae*, *Maxillariinae* u. f. w. sich finden, als rudimentäre Staubblätter gedeutet werden dürfen, oder nicht. Bekanntlich hat Darwin¹⁾ bereits gefunden, daß, wo überhaupt dem Gefäßbündel des

Labellums sich noch ein innerer Strang anschließt, derselbe nicht aus der Lippe, sondern vielmehr aus der labioskopen Seite der Säule kommt. Gérard²⁾ konnte auch in den Fällen, wo Darwin einen solchen inneren Strang angiebt, denselben nicht auffinden und spricht sich dahin aus, daß er überhaupt constant fehle. Jedenfalls geht er nicht in die Lippe — wo der Callus der letzteren überhaupt Gefäßbündel hat, was bei stärkeren Bildungen dieser Art der Fall zu sein pflegt, zweigen sich die betreffenden Stränge erst in der Lippe selbst ab und zwar so, daß sie von mehreren in der Fläche des Labellums verlaufenden Strängen entspringen und dann entweder nahezu parallel in einer Ebene verlaufen (*Lycaste*, *Maxillaria*, *Anguloa*) oder vielfach verzweigt den Callus unregelmäßig durchziehen (*Pescatorea*). Alles

¹⁾ a. a. O. S. 301.

²⁾ a. a. O. S. 234, 245.

dies spricht nicht für die Staminodiennatur des letzteren; es ist mir auch kein Fall bekannt geworden, wo abnormerweise an Stelle deselben ein Staubblatt aufgetreten wäre, obwohl die hier in Frage kommenden Gattungen überall und seit langer Zeit cultivirt werden und sonst vielfache Mißbildungen von ihnen beschrieben sind. Alles in allem möchte ich also diese Auswüchse der Lippe nur für einfache Wucherungen derselben erklären, welche wieder, wie das Mesidium, dazu dienen, den Raum zwischen Labellum und Säule zu verengern. Wenn die Entwicklungsweise erst von einer größeren Anzahl von Gattungen bekannt sein wird, dürfte sich auch die Möglichkeit bieten vielleicht die Ausdrücke Mesidium und Pleuridium auf Auswüchse des Säulenfußes, also der Axe, zu beschränken und für analoge Bildungen auf der Lippe selbst andere Ausdrücke einzuführen. Jedenfalls hat das Labellum mancher *Oncidiinae* neben der mittleren Wucherung vielfach noch besondere, vom Endlappen scharf abgesetzte, aufrechte seitliche Lappen, welche wie die Pleuridien der *Eborilingues* den Insecten das seitliche Ausweichen erschweren; als Beispiel nenne ich *Odontoglossum Cervantesii* Llav. Lex.

Nachdem im Vorstehenden die Beziehungen des medianen Petalums zu den drei labioförmigen Staminodien erörtert worden sind, bleibt jetzt noch die Form des ersteren selbst zu behandeln. Wir müssen uns dabei, wenn dieser Abschnitt nicht geradezu ermüdend werden soll, natürlich auf die wichtigeren Erscheinungen beschränken, und soll auch alles fortgelassen werden, was bereits an anderer Stelle erwähnt wurde.

Was zunächst den Umriß des Labellums betrifft, so kommt daselbe vielfach als einfaches, ungetheiltes Blättchen vor, welches dann oft auch, abgesehen von kleinen Unterschieden am Grunde, den paarigen Petalen ziemlich gleich ist. Als Beispiele nenne ich *Telipogon* H. B. K. (Fig. 46), *Thelymitra* Forst., *Argyrorchis* Bl., auch *Goodyera* R. Br., *Govenia* Ldl. könnte man hier anführen. Ebenfalls einfach gestaltet und viel kleiner als die beiden anderen

Glieder deselben Kreises finden wir die Lippe bei *Glossodia Brunonis* Endl., *Disa grandiflora* L. f., manchen Arten von *Ponthieva* R. Br.

In der Regel ist dieselbe dagegen an Ausdehnung den paarigen Petalen weit überlegen: so bei ebenfalls einfachem Umriß

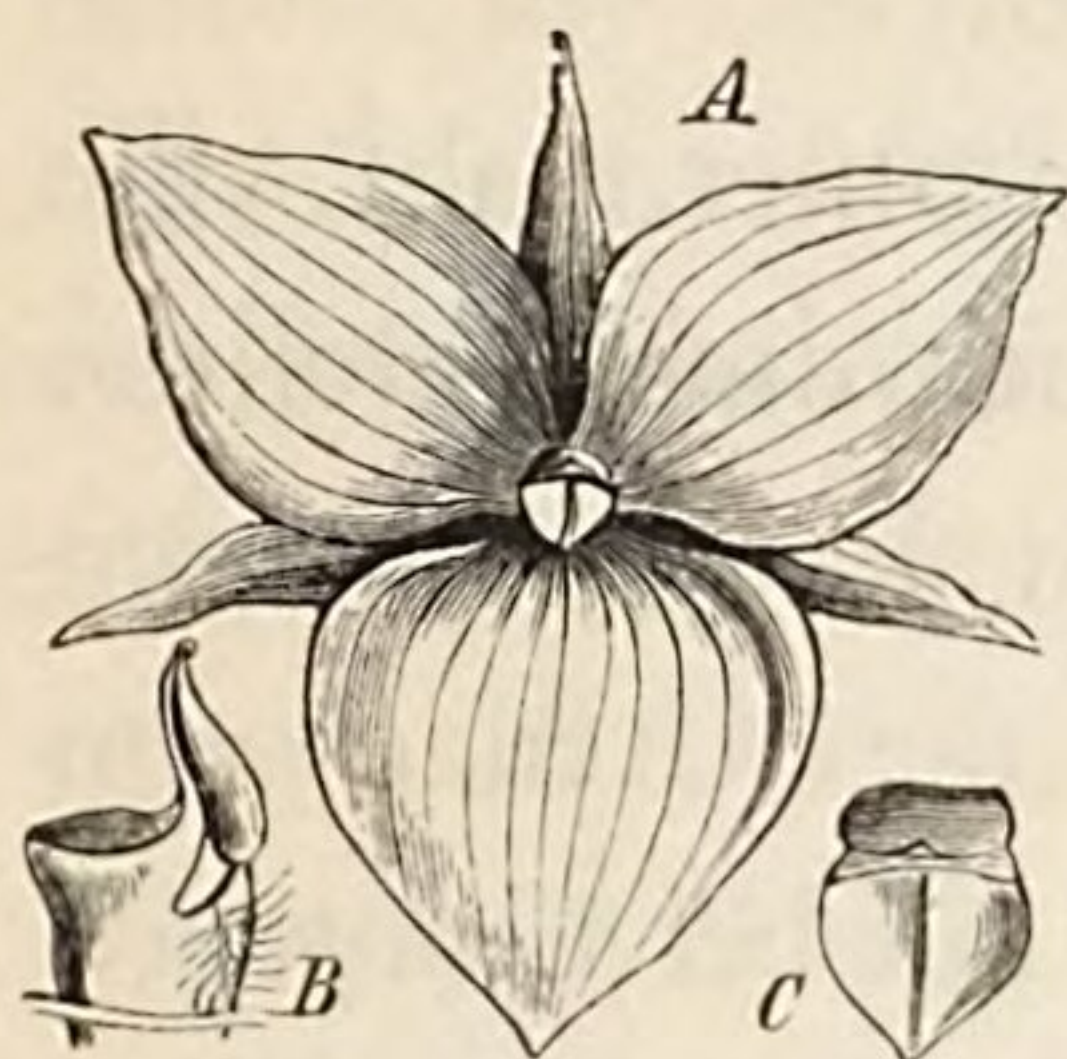


Fig. 46. *Telipogon* sp. A Blüthe, B Säule von der Seite, C dieselbe von vorn.

bei *Platanthera* Rich., *Bolbophyllum*, *Brassavola* u. f. w. Tritt eine weitere Zertheilung ein, so können wir danach unterscheiden, ob ein unpaarer Mittellappen mit zwei, vier oder mehr paarigen Seitentheilen gebildet wird, oder ob ein Einschnitt in der Mediane die Lippe in zwei paarige Endlappen zerlegt, denen sich dann noch weitere ebenfalls paarweise gegenüberstehende seitlich an-

schließen. Das Erstere ist so überaus häufig, daß es nicht lohnt viele Beispiele anzuführen — ich erinnere nur an *Orchis*, *Cattleya* u. f. w. — das Letztere ist feltener: *Vanda* (Fig. 23), *Anectochilus*, *Listera*, *Hæmaria* Ldl.

Vielfach geht dabei die Zertheilung sehr weit — so haben wir drei schmale lange Zungen bei manchen Arten von *Habenaria* (*H. Gourlieana* Bol., *H. Boltoni* Bol.), eine paarige Anzahl von der Spitze nach der Basis der Lippe allmählich kleiner werdende Lappen bei *Oberonia Griffithiana* Ldl.

Vielfach ist das Labellum auch mit einem langen dünnen Nagel versehen — so besonders auffallend bei *Disa spathulata* Sw., wo derselbe die dreilappige, fast epheublattartig geformte Spreite an Länge übertrifft, sowie bei *Sigmatostalix* Rchb. f., manchen Arten von *Dichæa* — über *Caleana*, *Pterostylis* vgl. S. 91.

Was die feinere Ausgestaltung des Randes anbetrifft, so finden wir den letzteren meistens ganz; gefägt ist er bei *Zygostates* (Fig. 42), in feine Franzen aufgelöst bei vielen Arten von *Dendrobium* namentlich bei dem schönen *D. Brymerianum* Rchb. f., ferner bei *Brassavola Digbyana* Ldl. und *Nanodes Medusæ* Rchb. f. Nur am Ende der Lippe hat eine Anzahl keulenförmiger

Papillen *Paphinia cristata* Ldl. (Fig. 8), nur am Nagel sitzen Franen bei *Anectochilus setaceus* Bl., nur an den Seitenlappen bei *Epidendrum ciliare* (Fig. 41). Bei *Pogoniopsis* Rchb. f. ist die ganze Lippe in mehrere lineare, zweifach kammförmig zerschnittene Zipfel aufgelöst.

Die untere Fläche des Labellums ist fast immer kahl, die obere dagegen oft sammtartig behaart (*Ophrys*), mit dichtgestellten Franen (*Dendrobium densiflorum* Wall. u. f. w.) oder langen Haaren bedeckt (*Calochilus* R. Br.). Nur an der Grenze von Nagel und Spreite der Lippe treten die letzteren auf bei *Calopogon* R. Br., nur am Ende der Lippe finden wir lange zarte Papillen bei *Bolbophyllum barbigerum* Ldl. und *B. Calamaria* Ldl. Zahlreiche Warzen auf der Lippenoberfläche hat *Caladenia* R. Br., eine Anzahl paralleler dünner Leisten ziert das Labellum von *Caelogyne*, *Thunia*, *Bletilla*, *Cephalanthera* u. A.

Ungemein groß ist die Mannigfaltigkeit der Gestalt bei den Wucherungen, welche die Oberseite der Lippe bei den *Oncidiinae*, *Maxillariinae*, *Zygopetalinae* und *Lycastinae* trägt. Von dem hufeisenförmigen, zierlich welligen, massiven Callus von *Pescatorea* (Fig. 13) bis zu den zahlreichen fingerförmigen Warzen mancher *Oncidium*-Arten giebt es hier alle erdenklichen Uebergänge. Hervorheben möchte ich, daß bei *Lycaste aromatica*, *Anguloa uniflora* R. Pav. der fleischige, im Wesentlichen der Lippenfläche flach aufliegende Fortsatz gegen dessen Spitze hin so mit der ersteren verwachsen ist, daß eine dütenartige Höhlung zwischen beiden entsteht, daß ferner bei *Warszewiczella* Rchb. f. eine flache, nur am Grunde angewachsene Platte dem Labellum so angedrückt ist, daß sie ebenfalls einen Hohlraum überdeckt. Besonders auffallend sind die dütenförmigen Vertiefungen, welche auf den beiden Seiten der Lippe von *Pterygodium* vorkommen.

Diese Bildungen können dann den Uebergang vermitteln zu den Höhlungen, welche durch allgemeines Wachsthum der Lippenfläche sich bilden. Oft zwar ist die letztere flach aus-

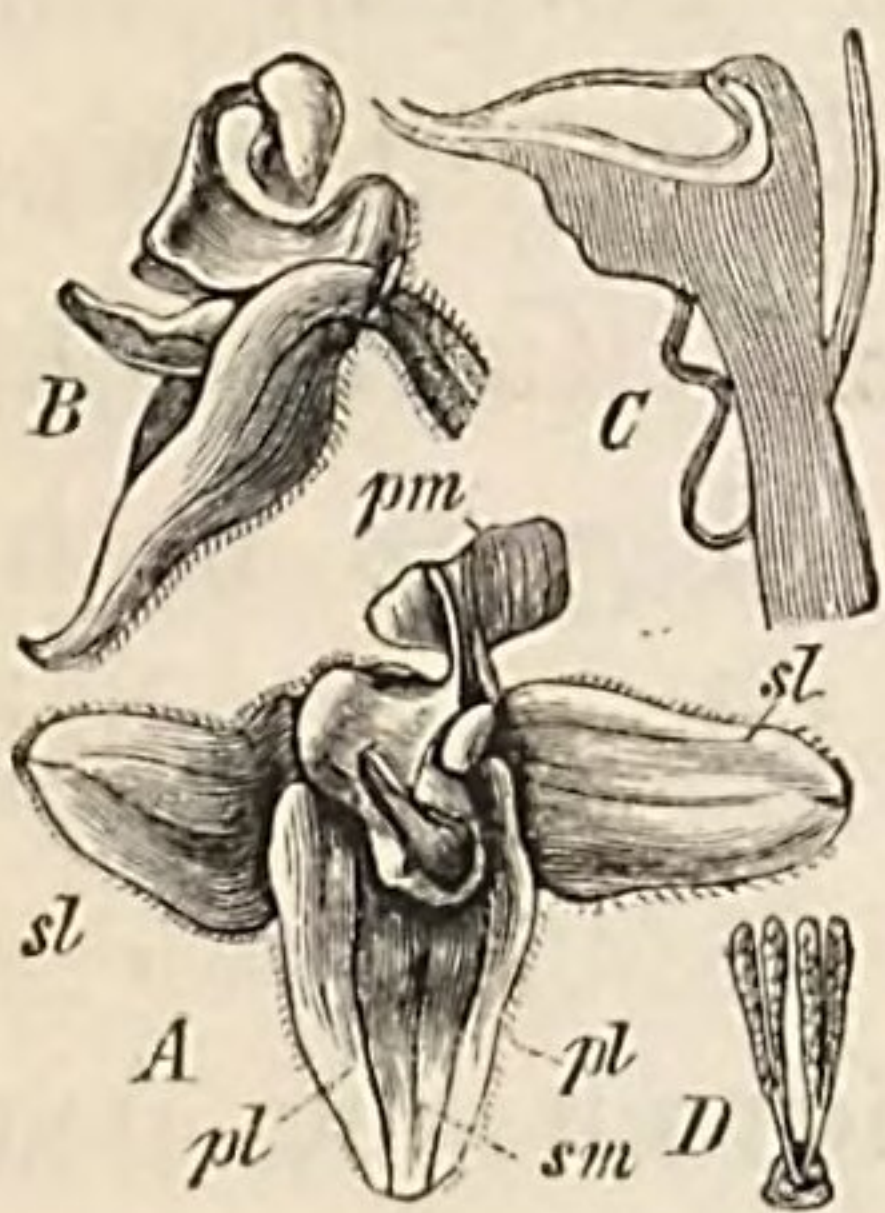
gebreitet, noch häufiger aber nach oben zusammengebogen oder zusammengerollt, wobei dann die Säule oft von der Lippe eingeschlossen wird (*Sobralia*, *Thunia*, *Laelia*, *Cattleya* u. f. w.). Vielfach ist auch der Endlappen des Labellums gerade vorgestreckt und ausgebreitet, während nur die Seitenlappen aufgerichtet sind (*Lycaste*, *Maxillaria* u. f. w.). Weit feltener sind die letzteren nach der Unterseite der Lippe hin umgeschlagen (*Mormodes*, *Acanthepphippium*). In der Längsaxe abwärts eingerollt ist die Lippe von *Dendrobium teretifolium* R. Br., auf der Unterseite concav bei manchen Arten von *Ophrys*.

Viel häufiger wird aber das Labellum concav auf der Oberseite und endlich schuhförmig. Wir können hier nennen *Masdevallia Chimæra* Rchb. f. mit nach aufwärts weit offener, *Dendrobium moschatum* mit schon mehr sackförmiger und endlich die *Cypripedilinae* mit ganz pantoffelartiger Lippe. Bei *Paphiopedilum Thunbergii* Bl. hat dieselbe vor der Ausfackung noch zwei eingeschlagene spitze Seitenlappen, bei *Calypso borealis* Sal. läuft sie in zwei Spitzen aus. Bei *Prescottia* Ldl. ist das Labellum bald nur concav, bald so stark gewölbt, daß nur eine enge Oeffnung als Eingang in den inneren Hohlraum übrig bleibt.

Eine ganz eigenthümliche Erscheinung bietet endlich Blume's Gattung *Latourea*, bei welcher die beiden Seitenlappen der Lippe oben verwachsen, so daß ein geschlossener Ring entsteht.

Noch wenig untersucht sind dann die Drehungen, welche die Lippe einiger Orchideen im fertigen Zustand zeigt, so bei *Mormodes* und namentlich deutlich bei *Hæmaria*.

Fig. 47. *Haemaria discolor* Ldl.
A Blüthe von vorn, B von der
Seite, C Säulenlängsschnitt,
D Pollinium.



Die Säule ist hier nach einer Richtung, die bei demselben Blüthenstande constant, bei verschiedenen Inflorescenzen wechselnd ist, um ihre Längsaxe gedreht, während das Labellum nach der entgegengesetzten Richtung zur Seite gedreht

ist, so daß seine Medianen nicht mehr mit derjenigen der Blüthe im Ganzen zusammenfällt.

Eine ganz eigenartige Bildung sind die beiden parallelen Fortsätze, welche das Labellum von *Comparettia* (Fig. 19) nach rückwärts in den Kelchaxensporn hinein entwickelt. Jeder dieser Fortsätze ist solid und enthält ein Gefäßbündel — man kann sie wohl vergleichen mit den Anhängeln der vorderen Staubblätter von *Viola*.

Was die Knospenlage der Lippe betrifft, so ist bei stärkerer Entwicklung derselben in der Regel zunächst die eine Längshälfte in der Querrichtung zusammengerollt, während die andere Hälfte wieder die erstere umwickelt. In dieser Weise findet z. B. auch das sehr große Labellum von *Odontoglossum vexillarium* Rchb. f. in der Knospe Platz. Bei *Himantoglossum hircinum* ist die Lippe bekanntlich in der Längsrichtung nach oben uhrfederartig eingerollt — bei den langlippigen *Orchis*-Arten, *Platanthera* u. A. ist dagegen das Labellum der Anthere parallel aufgerichtet und bisweilen wie bei *Orchis militaris* L. mit der Spitze oder ihren Lappen quer über dieselbe hingebogen¹⁾, während die Seitentheile bei einigermaßen breiter Lippe die Anthere umfassen (*Anacamptis pyramidalis* Rchb.). Bei manchen Formen des Labellums, z. B. der schuhförmigen von *Cypripedium*, ist überhaupt keine besondere Knospenlage vorhanden. Bei *C. Calceolus* L. fand Irmisch²⁾ im September die Lippe noch fast ganz flach, Ende December hatte sie ihre definitive Gestalt schon ziemlich erreicht.

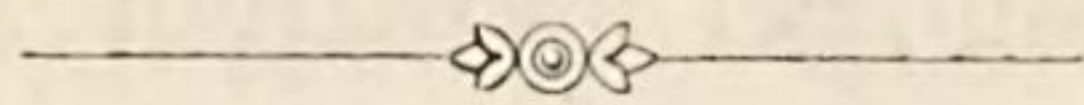
Die Spornbildungen des Labellums sind, soweit die Axe sich an ihnen betheiligt, S. 42 ausführlicher dargestellt worden. Inwiefern das Letztere auch bei unseren *Ophrydinae* der Fall ist, bleibt noch zu untersuchen — es macht hier aber doch vielfach den Eindruck, als ob die Lippe allein die Höhlung bildete.

¹⁾ Döll, Flora des Großherzogthums Baden. Bd. I., 1857, S. 409.

²⁾ Irmisch, Beiträge. S. 42.

Befonders bemerkenswerth ist die Gattung *Satyrium* L. dadurch, daß hier rechts und links je ein vom anderen ganz getrennter Sporn vorhanden ist, welcher, da das Labellum nach oben gewandt ist, am Fruchtknoten herabhängt und (Fig. 61) bald dessen Länge erreicht, bald nur als kurzer Sack entwickelt ist.

Die «Anwachsung» der Lippe an die Säule soll erst bei Besprechung der letzteren behandelt werden, da es sich dabei vielfach nur um eine Emporhebung des Labellums durch eine späte Axenstreckung handelt.



IV. Die paarigen Petalen.

Nur bei wenigen Orchideen sind, wie S. 94 ausgeführt wurde, die sämtlichen Glieder des inneren Perigonkreises fast völlig gleich; viel häufiger ist zwischen der Lippe und den paarigen Petalen eine erhebliche Differenz in der Gestalt vorhanden. So finden wir bei den letzteren nur sehr selten die bei der ersteren so häufige Zertheilung in mehrere Lappen und namentlich in ein breiteres Endstück und zwei kleinere Seitentheile — immerhin kommen zwei- bis vierlappige Petalen bei *Cryptopus elatus* Ldl. vor. Eigenthümlich verhalten sich einige Arten von *Habenaria*, wo die Lippe zwei seitliche schmale Lappen abtrennt, während die paarigen Petalen nur auf der dem Labellum zugewandten Seite je einen solchen besitzen, der mit den Seitentheilen der Lippe vorgestreckt wird und wie zu dieser gehörig erscheint (Fig. 53). Eine Andeutung der Abtrennung eines solchen Seitenlappens zeigt auch *Pterygodium* (Fig. 45).

Der Rand der Petalen ist nur selten nicht ganz — so finden wir ihn franzig zerschnitten bei *Acrochæne punctata* (Fig. 11) und *Cirrhopetalum*, an der Spitze vieltheilig bei *Holothrix* Rchb. Bei *Epicranthes* Bl. sind rechts und links von der Säule

etwa sieben aus dünner Basis keulenförmig angeschwollene Fortsätze vorhanden, welche wahrscheinlich den Lappen der Petalen entsprechen, deren Fläche dann äußerst reducirt wäre. In eine ähnliche keulenförmige Bildung läuft die Spitze der paarigen Petalen bei den meisten Arten von *Restrepia* H. B. K. aus. Je zwei lange und spitze Anhängsel tragen vielfach die

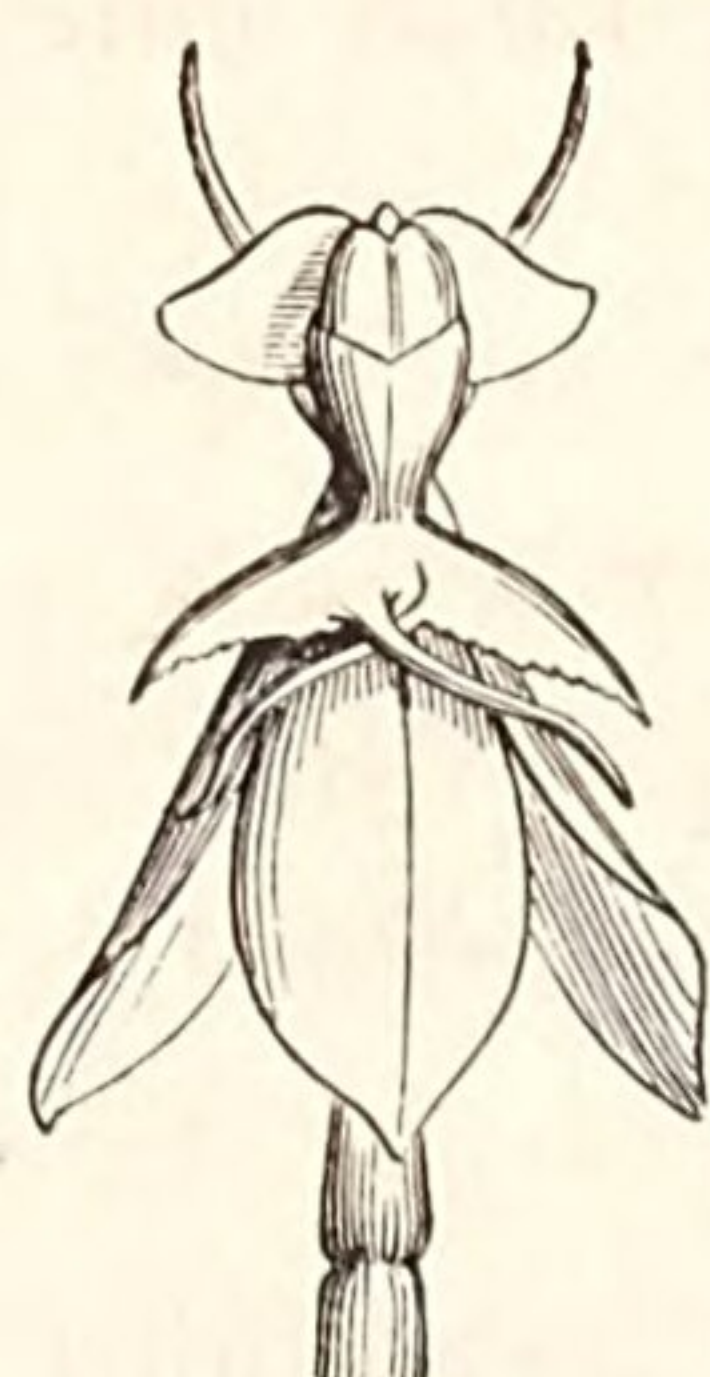


Fig. 48. *Lepanthes calodictyon* Hook.

vorwiegend in die Breite entwickelten, gegen ihre Mittellinie oft auffallend unsymmetrischen Petalen von *Lepanthes* Sw. Breit nierenförmig oder quer abgestutzt erscheinen die letzteren bei *Stelis* Sw., ganz dünn fadenförmig bei manchen Arten von *Epidendrum*, z. B. *E. floribundum* H. B. K.

Nur selten ist eine Gliederung der paarigen Petalen in Stiel und Spreite vorhanden; so bei manchen *Oncidium*-Arten, bei *Cryptopus elatus*, *Diuris* Sw. (Fig. 54), *Eriochilus* R. Br. u. A. Bei *Huttonaea pulchra* Harv. setzen sich die Stiele dadurch um so scharfer ab, daß die Spreiten zu sackartigen, am Rande zierlich gewimperten Gebilden entwickelt sind (Fig. 49). Am

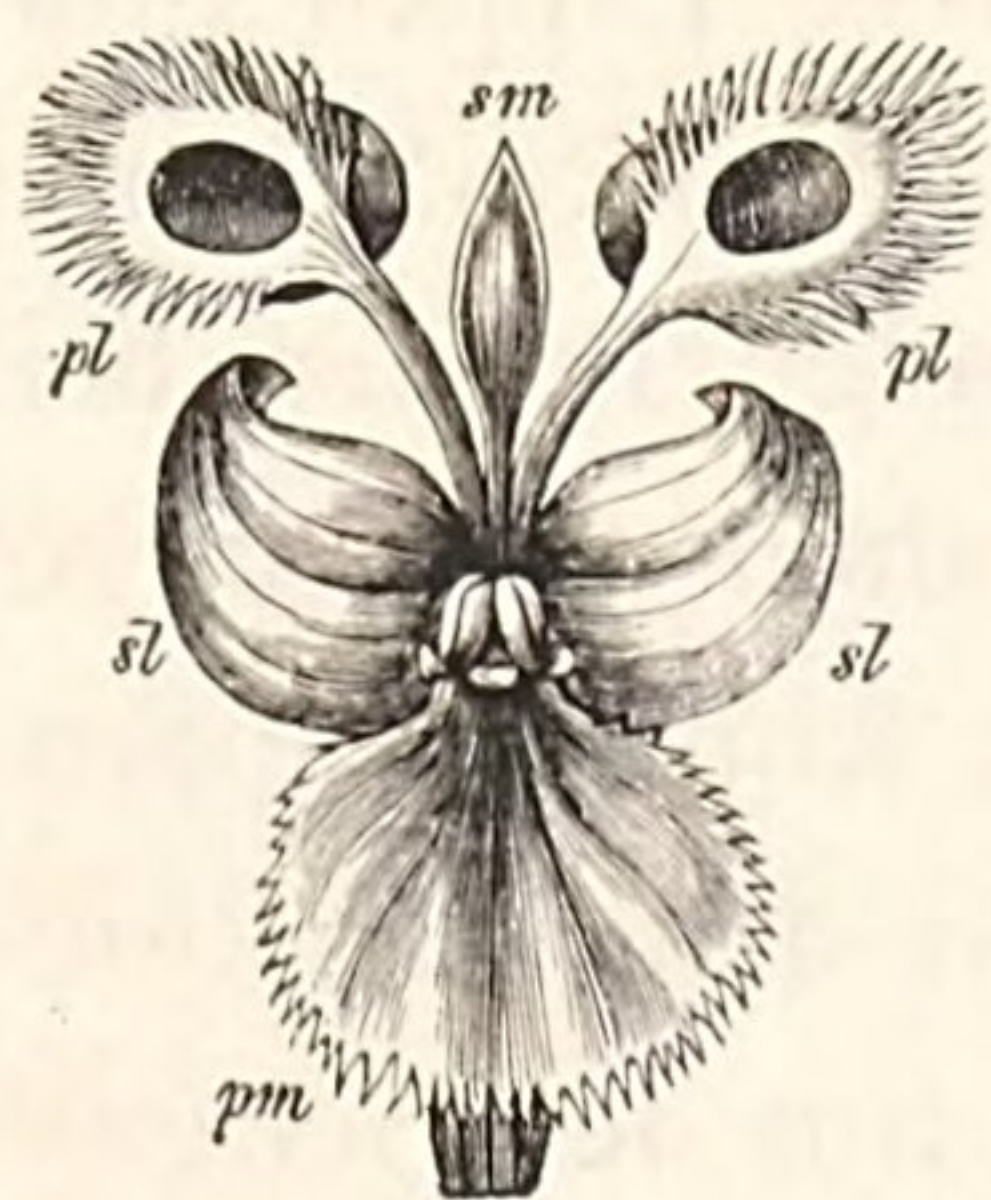


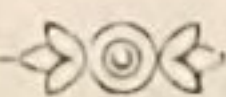
Fig. 49. *Huttonaea pulchra* Harv.

Grunde sackartig vertieft sind die paarigen Blätter des inneren Perigonkreises bei *Corycium* Sw.

Wo die Form der letzteren an sich nichts Besonderes bietet, können wir noch ihre Ausbildung vergleichen mit derjenigen des Labellums. In der Regel überwiegt ja die Entwicklung des letzteren bei weitem und haben wir bei *Monomeria* und anderen *Bolbophyllinae* Fälle, wo die Petalen gegenüber dem Labellum so sehr zurücktreten, daß sie Anfangs ganz übersehen wurden; sehr klein sind sie auch bei *Ophrys* L., bei manchen Arten von *Corybas* Sal. fehlen sie ganz. Andererseits wird das Labellum an Größe weit übertroffen von den paarigen Petalen bei der

Section *Microchila* von *Oncidium*, bei *Disa grandiflora* u. A. Bedeutende, der Lippe ungefähr gleichkommende Größe bei einfacherem Umriß und flacherer Ausbreitung haben die paarigen Petalen bei vielen Arten von *Laelia* und *Cattleya*, sowie bei *Sophronitis militaris* Rchb. f. Bei ganz geringer Breite erreichen das Vielfache der Länge der Lippe die spiralig gedrehten schmal bandartigen Petalen von *Paphiopedilum caudatum* und *Uropedilum Lindeni*: bei dem ersteren strecken sich dieselben in etwa zwei Wochen von 13 auf 46 cm Länge, wobei der Maximalzuwachs in 24 Stunden 7,8 cm beträgt¹⁾. Gleichzeitig tritt eine starke Torsion der Petalen dadurch ein, daß deren Ränder stärker in die Länge wachsen als ihre Mittellinie. Ähnliche Torsionen zeigen übrigens auch andere Cyripedileen, sowie *Trichopilia* Ldl. Bei *Forficaria* Ldl. sind die dünnen behaarten Petalen knieförmig gebogen.

Eine fast allgemeine Erscheinung ist die Asymmetrie der Petalen gegen ihre Mittellinie, was namentlich dann hervortritt, wenn die letztere selbst nicht gerade, sondern gebogen ist, wobei sie meistens gegen das unpaare Sepalum convex wird. Ueber die Verwachsungen des letzteren mit den paarigen Petalen ist der nächste, über die Anheftung der Petalen an die Säule der sechste Abschnitt zu vergleichen.



V. Die Sepalen.

Die drei Blätter des äußeren Perigonkreises sind sehr oft den paarigen Petalen ziemlich ähnlich gestaltet, so daß vielfach nur der Gegensatz zwischen dem Labellum und fünf annähernd gleichen Blütenblättern hervortritt, wie bei *Octomeria* R. Br., *Phajus* Lour., *Thunia* Rchb., *Bletilla* Rchb., *Ansellia* Ldl. u. A.

¹⁾ Pfitzer, Ueber das Wachsthum der Kronblätter von *Cypripedium caudatum* Ldl. Verhandl. d. naturh.-medizin. Vereins zu Heidelberg. Neue Folge, 3. Bd., 1882, S. 117.

Wo die Sepalen von den paarigen Petalen erheblich verschieden sind, lassen sich zwei Reihen unterscheiden, je nachdem die ersteren oder die letzteren in der Entwicklung zurückbleiben. Für die stärkere Ausbildung der Petalen wären *Telipogon* (Fig. 46) und *Trichoceros* anzuführen, außerdem manche Arten von *Oncidium*,

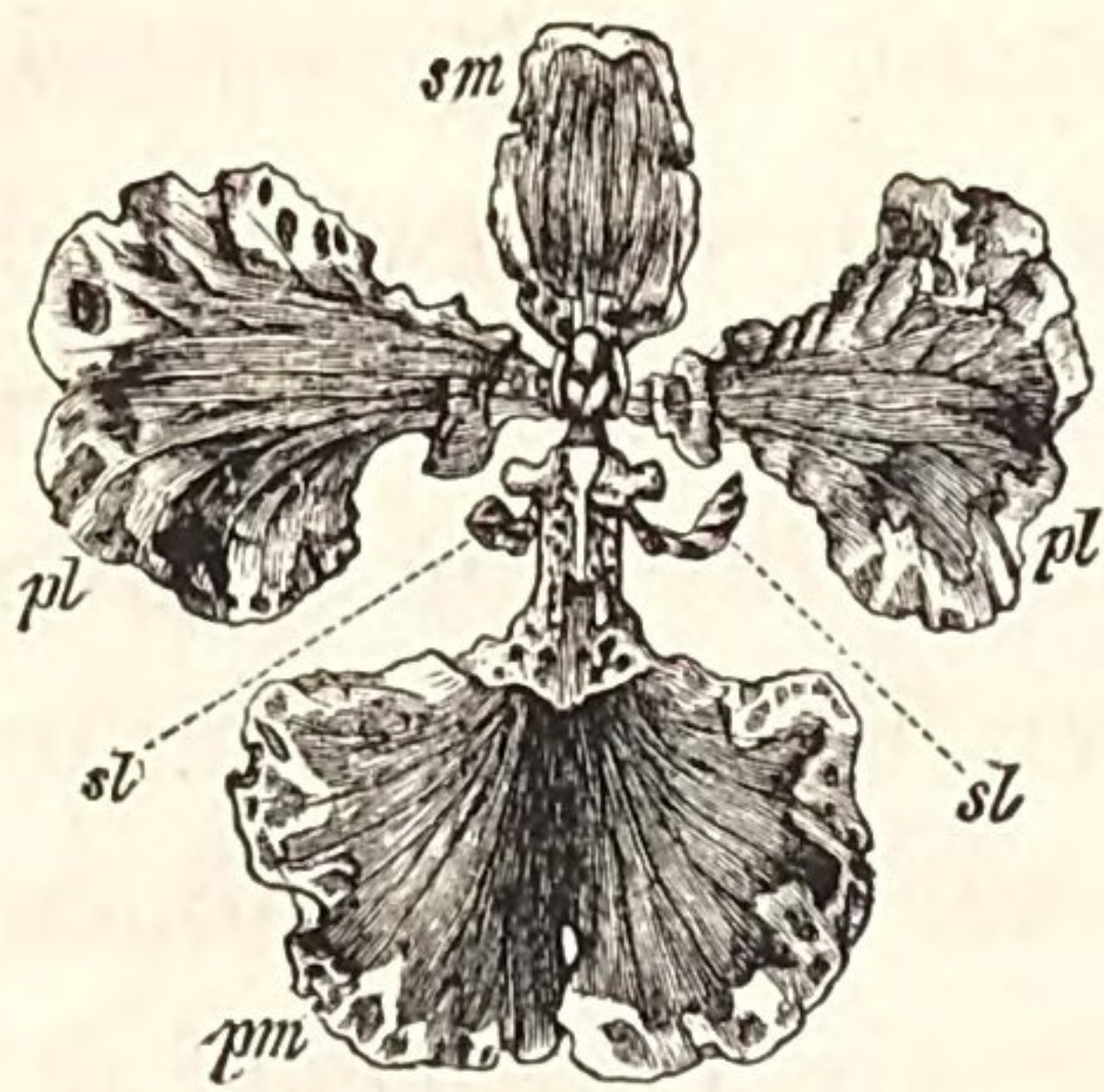


Fig. 50. *Oncidium Forbesi* Hook.

in welchen namentlich die paarigen Sepalen sehr zurücktreten (Fig. 50), ferner viele *Epidendrinae*, bei welchen die Sepalen weit schmaler sind als die Blätter des inneren Perigonkreises. Dagegen finden wir die Sepalen weit größer bei den meisten *Bolbophyllinae* und *Pleurothallidinae* (vgl. Fig. 1, 10, 51).

Betrachten wir zunächst die Fälle, in welchen die Sepalen unter sich wesentlich gleich und allseitig frei ausgebildet sind, so wären nur wenige Besonderheiten hervorzuheben. So die sehr langen und schmalen Sepalen mancher Arten von *Brassavola* Ldl. und namentlich von *Brassia* Ldl., wo dieselben bei *Br. Lawrenceana* Ldl. var. *longissima* 25 cm Länge erreichen. Ferner die Verschmälerung der Basis bei *Corymborchis* Thou., wo die Sepalen geradezu genagelt sind. Stark wellig finden wir die letzteren bei *Schomburgkia* Ldl., gedreht bei *Trichopilia* Ldl.

Gleichmäßige Verwachsung aller Sepalen hat *Anthogonium* Ldl., wo dieselben eine enge Röhre bilden, ferner *Cryptochilus* Wall., wo ein eiförmiger Schlauch entsteht; dieselbe Erscheinung ist sehr verbreitet bei den *Pleurothallidinae*, wo bei *Stelis* Sw. § *Eustelis* Ldl. eine flache Schale mit drei nahezu gleichen Lappen, bei *Physosiphon* Ldl. eine enge, etwas gekrümmte Röhre gebildet wird, während in der Gattung *Masdevallia* R. Pay. viele Uebergänge zwischen diesen Extremen sich finden. So haben *M. Shuttleworthii* Rchb. f. und die durch ihre äußerst langen behaarten Sepalen ausgezeichnete *M. Chimæra* Rchb. f. (Fig. 51) einen

flach schalenförmigen Kelch mit dünn ausgezogenen Spitzen, während bei *M. Veitchiana* Rchb. f., *M. towarensis* Rchb. f., *M. amabilis* Rchb. f. die Kelchröhre erheblich schmaler wird.

Genau genommen sind übrigens schon in diesen letzteren Fällen die drei Kelchblätter nicht ganz gleich — die paarigen laufen am Säulenfuß herab, die unpaaren nicht, doch tritt diese Differenz hier wenig hervor. Mehr geltend macht sie sich bei anderen *Masdevallia*-Arten, sowie bei *Porpax* Ldl., wo die Sepalen ebenfalls verwachsend eine Röhre bilden, die paarigen Sepalen aber fast bis zur Spitze verbunden sind, während ihre Vereinigung mit dem medianen nur bis zur Mitte der Röhre reicht.

In den eben erwähnten Fällen ist die von den Sepalen gebildete Röhre oben offen — bei *Masdevallia fenestrata* Ldl. finden wir dann den seltenen Fall, daß die ersteren mit ihren oberen Enden dauernd verbunden bleiben und nur durch theilweise Trennung ihrer Ränder drei Spalten öffnen, durch welche der Zugang zum Innern der Blüthe möglich ist.

Wohl die wunderbarste Structur haben die noch annähernd gleichen Sepalen bei *Bolbophyllum lemniscatum* Par.¹⁾. Dieselben sind breit eiförmig und etwa bis zur Hälfte verwachsen. Von ihrem Rücken entspringen etwas unterhalb der Spitze drei herabhängende, an Länge die ganzen Sepalen um das Sechsfache übertreffende, etwa 5 mm messende Fortsätze, die sich aus schmaler Basis keulenförmig verbreitern, in abwechselnden breiten Querstreifen weiß und roth gefärbt sind und im Querschnitt gesehen von einem ganz dünnen Mittelstück ausgehende verticale Lamellen zeigen, deren Ränder



Fig. 51. *Masdevallia Chimæra*
Rchb. f.

¹⁾ Bot. Magaz. t. 5961.

zierlich wellig find, indem dickere und längere Zonen mit dünneren und kürzeren wechseln. Aehnliche aber einfach fadenförmige Anhänge auf dem Rücken der Sepalen hat auch *Masdevallia triaristella* Rchb. f., jedoch find dieselben hier nur an den paarigen vorhanden, während das unpaare an seiner Spitze selbst in eine schmale fadenförmige Verlängerung ausgeht.

Wenden wir uns dann zu den Fällen deutlicher Ungleichheit in der Gesamtgestalt der paarigen und des medianen Sepalums, so beruht die Verschiedenheit vielfach auf der allgemeinen Symmetrie der Blüthe. Das letztere, welches die Medianebene in sich aufnimmt, erscheint in Folge dessen selbst genau zygomorph, während die seitlichen Sepalen, namentlich wenn eine Säulenfußbildung vorliegt, sich meistens durch keine Linie in zwei wie Spiegelbilder sich verhaltende Hälften zerlegen lassen. Ihre Mittellinie ist gebogen, meistens nach abwärts concav; außerdem ist bei Bildung einer einseitigen Axenausbreitung, eines Kinns, ihre Ansatzfläche viel breiter als diejenige des Mediansepalums, falls sie nicht etwa wie bei *Monomeria*, *Drymoda*, *Batemaniania* davon abgerückt sind. Eine breite Ansatzfläche trotz einer derartigen Abrückung haben *Gongora tricolor* (Fig. 33) und andere Arten dieser Gattung. Fast dreieckige, sehr unsymmetrische paarige Sepalen mit schmaler Ansatzfläche besitzen *Coryanthes* (Fig. 37) und *Vanda teres* Ldl. — bei den letzteren haben die paarigen Sepalen auf ihrer Rückenfläche je ein hervorragendes Spitzchen, während dasselbe am Mediansepalum fehlt.

Abgesehen von diesen allgemeinen Differenzen wären dann noch folgende Fälle besonders hervorzuheben. Bei *Diuris* Sw. sind die paarigen Sepalen sehr lang und schmal bandförmig, während der mediane kurz und concav ist (Fig. 54). *Bipinnula* Juss. hat an den ersteren federartig zerschnittene Spreiten, während der dieselben tragende concave Basaltheil in seiner Form etwa dem Mediansepalum entspricht. Bei *Oncidium Papilio* Ldl. und *O. Kramerianum* Rchb. f. ist das letztere gerade

aufgerichtet, schmal und von derber Consistenz, während die fischelförmig gekrümmten paarigen Sepalen die Breite und die zarte Consistenz besitzen, welche sonst die Petalen auszuzeichnen



Fig. 52. *Oncidium Papilio*
Ldl.

pfllegt, und auch in ihrer Färbung und Zeichnung eher mit dem Labellum übereinstimmen. Bei *Disperis* Sw. ist das Mediansepalum einfach concav, die beiden anderen Glieder desselben Kreises dagegen sackförmig oder fast in der Mitte ihrer Länge gespornt. *Cælogyne* (*Neogyne*) *Gardneriana* Ldl. hat am Grunde der Lateralsepalen sackartige Verlängerungen, welche sich abwärts am Fruchtknoten hinabziehen, denselben bedecken und den Anschein erregen, als wären diese Sepalen

tiefer inserirt als das mediane. Bei *Bolbophyllum Napelli* Ldl. endlich bilden die zusammenneigenden paarigen Sepalen an der nicht resupinirten Blüthe aufrecht stehend einen an *Aconitum* erinnernden Helm.

Weiter ist zu erwähnen die für *Megaclinium* Ldl. charakteristische Erscheinung, daß das Mediansepalum das bei weitem größte Blatt der ganzen Blüthe ist (Fig. 9) und ähnlich wie das Vexillum bei den Papilionaceen derselben vorzugsweise ihren eigenthümlichen Charakter giebt. Bemerkenswerth ist dabei noch die sonst feltene Verschmälerung des Blattgrundes zu einem deutlichen Stiel. Umgekehrt tritt bei *Bolbophyllum balæniceps* Rchb. f. das unpaare Sepalum durch geringe GröÙe zurück.

Dann haben wir weiter eine Reihe von Gattungen, in welchen das unpaare Sepalum gespornt wird (*Herschelia* Ldl., *Disa* L.). Namentlich die letztere Gattung einschließlic *Penthea* Ldl. zeigt uns dabei mannigfaltige Uebergänge von einfacher leichter Concavität zu dem kurzen, gekrümmten Horn bei *Disa grandiflora* und dem mächtigen an *Delphinium* erinnernden gespornten Helm von *Disa megaceras* Hook. Ein concaves, in einen abwärts gerichteten Sporn ausgehendes Mediansepalum

hat *Monadenia* Ldl. — bei *Corybas* Sal. (*Corysanthes* R. Br.) ist daselbe breit und nach außen sehr convex, fast helmartig entwickelt, während die paarigen Sepalen dünn fadenförmig gestaltet sind. Ähnlich verhalten sich auch *Orthoceras* R. Br. und *Chiloglottis* R. Br. bei geringerer Concavität des medianen Sepalums.

Wir kommen nun zu den sehr zahlreichen Fällen, in welchen bei freiem Mediansepalum eine Verklebung oder Verwachsung der paarigen Sepalen stattfindet. Die Anfänge dazu bietet die Gattung *Cirrhopetalum* Lindl. Die lateralen Sepalen sind hier viel länger als das kurze concave unpaare; sie sind an den flachen doldenartig zusammengezogenen Blütenständen in Richtung des Radius horizontal nach außen vorgestreckt, wodurch einigermaßen der Habitus einer corymbiferen Compositen-Inflorescenz nachgeahmt wird. Diese weit vorragenden Sepalen, welche wohl die gleiche Function wie die Randblüthen der Corymbiferen haben, nämlich die Hinlockung der Insecten zu den sonst unscheinbaren Blütenständen zu erreichen, sind nun nicht eigentlich verwachsen, wohl aber so fest verklebt, daß sie sich von selbst nicht trennen. Auffallenderweise macht dabei jedes Sepalum eine Drehung um 180° , so daß nicht die ursprünglich benachbarten inneren, sondern die äußeren Ränder sich verbinden. Es entsteht so eine am unteren Ende meist zweispitzige, oben von einem eiförmigen Loch durchbrochene Zunge. Bei *C. Medusae* Ldl. sind bei gleicher Drehung aber nur loser Verklebung die paarigen Sepalen in 20 cm lange fadenförmige Fortsätze gezogen, die der kopfartigen Inflorescenz ein sehr sonderbares Aussehen geben. Auch das Mediansepalum trägt hier einen solchen, aber viel kürzeren Fortsatz.

Die verschiedensten Stadien wirklicher Verwachsung der breiten Lateralsepalen zeigen uns dann die Gattungen *Osyricera* Bl., *Grobya* Ldl., *Cochlioda* Ldl., *Oncidium* Sw. (Fig. 50), *Gomezia* R. Br., *Abola* Ldl., *Neodryas* Rchb., *Trizeuxis* Ldl., *Notylia* Ldl.,

Acriopsis Reinw., *Podochilus* Bl., *Ponthieva* R. Br., *Baskervillea* Ldl., *Leucorchis* Bl., *Cypripedium* L. und *Paphiopedilum* — in den letzteren beiden Gattungen ist die Verwachsung meistens eine sehr vollkommene; nur *C. arietinum* L. hat freie paarige Sepalen. Bei den übrigen genannten Formen verschwindet übrigens ebenfalls der Einschnitt am Ende der meist flachen, durch die Verwachsung entstandenen Zunge bisweilen vollständig, ebenso bei manchen Arten von *Pleurothallis*.

Von den eben besprochenen Fällen, in welchen höchstens eine mäßige Kinnbildung vorhanden ist, führen dann weitere Uebergänge durch *Rodriguezia* R. Pav., *Jonopsis* Ldl. zu denjenigen Orchideen, welche aus der herablaufenden Axe und den verwachsenen paarigen Sepalen einen Kelchaxensporn bilden, wie wir ihn bei *Comparettia* Poepp. Endl. (Fig. 19) u. f. w. finden — die gleiche Bildung bei fast freien Lateralsepalen zeigt *Pelexia* Ldl. Zu einem weiten und kurzen herabhängenden Sack sind der Säulenfuß und die paarigen Sepalen von *Schlimia* Planch. verbunden.

Vergleichen wir die Sepalen mit den paarigen Petalen, so sind die Fälle, in welchen die letzteren den sämtlichen Sepalen nahezu gleich sind, schon S. 101 erwähnt worden — wir hätten jetzt nur noch die Verschiedenheiten zu constatiren. Zunächst finden wir vielfach, daß die Lateralpetalen wenigstens noch mit dem Mediansepalum genau übereinstimmen, während sie von den lateralen sehr verschieden sind: ein ausgezeichnetes Beispiel hierfür sind *Oncidium Papilio* und *O. Kramerianum* (Fig. 52). Sehr verbreitet ist dies Verhältniß ferner bei den Orchideen mit starker Kinnbildung und dadurch verursachter großer Differenz in der Gestalt des unpaaren und der paarigen Sepalen, z. B. bei *Eria* Ldl., *Cælia* Ldl., *Chysis* Ldl. u. f. w. Ferner giebt es eine große Anzahl von Gattungen, in welchen das mediane Sepalum und die paarigen Petalen bei mehr oder weniger gleicher Gestalt helmartig zusammenneigen und so

äußerlich als ein einheitliches Gebilde erscheinen, z. B. *Pterostylis* (Fig. 44), *Goodyera* R. Br., *Disperis* Sw. Bei *Hæmaria* Ldl.

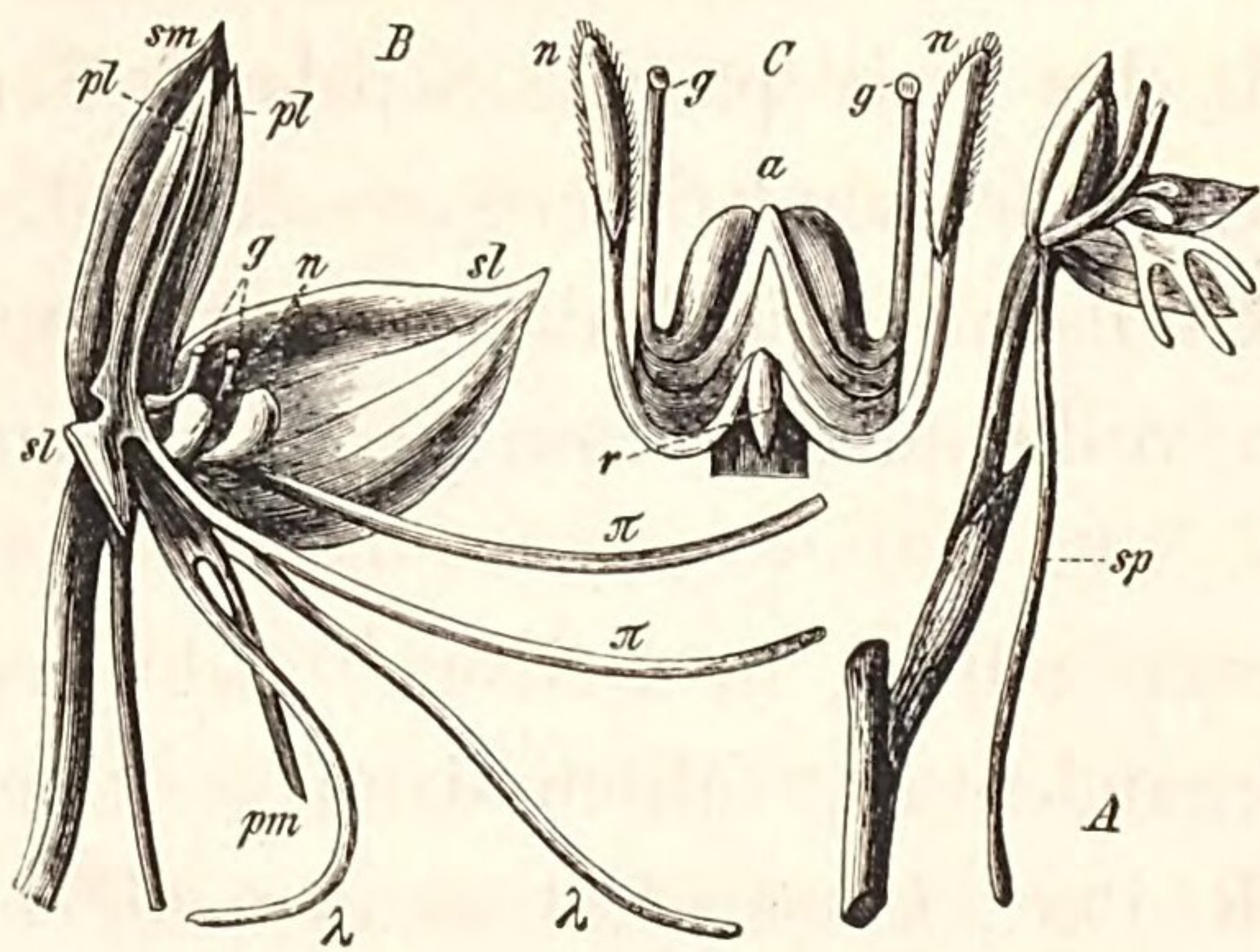
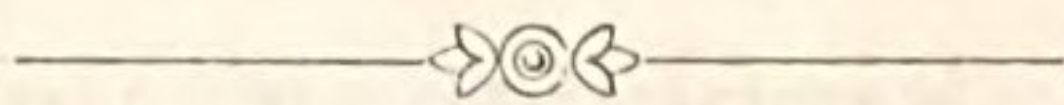


Fig. 53. *Habenaria Gourlieana* Bol. A Ganze Blüthe, B dieselbe nach Wegnahme eines paarigen Sepalums in größerem Maßstab, π die Fortsätze der Petalen, C Säule von vorn, g Drüsen der Pollinien.

(Fig. 47), *Dossinia* Morr. u. A. tritt gleichzeitig eine Verklebung ein, so daß die Combination der drei oberen Perigonblätter auf den ersten Blick wie ein einziges breites Blatt erscheint, welches sich aber noch in feine drei Componenten zerlegen läßt. Bei *Leucorchis* Bl. steigert sich dies dann zu einer völligen Verwachsung, aus welcher

eine dreilappige «Oberlippe» resultirt — auch bei *Cheirostylis* Bl. ist die Verbindung eine sehr innige. Eine besondere Modification derselben bietet *Habenaria* W. (einschließlich *Bonatea* W.), wo die paarigen Petalen in zwei sehr ungleiche Abschnitte gespalten vorkommen, von welchen der hintere mit zur Helmbildung dient, während der vordere mit der Lippe weit vorgestreckt ist und leicht für einen Theil dieser letzteren gehalten werden könnte.

Wenn auch in vorstehender Darstellung die Variationen des Perigons der Orchideen nicht entfernt erschöpft sind, so glaube ich doch das Wichtigste hervorgehoben zu haben — viele Einzelheiten werden ihren Platz besser bei der an anderer Stelle zu gebenden synoptischen Darstellung der Orchideengattungen finden.



VI. Die Betheiligung der Axe an der Bildung der Säule.

Soweit ich dies habe verfolgen können, faßt man die Säule der Orchideen ganz allgemein als ein Verwachsungsproduct des oberen Theils der Carpelle mit einem oder zwei (*Cypripedilinae*)

fruchtbaren Staubblättern auf, zu welchen dann noch zwei bis drei Staminodien treten können. Diese Anschauung wurde von Rob. Brown¹⁾ begründet und findet sich unverändert bei Lindley²⁾, Th. Wolf³⁾, Darwin⁴⁾, Gérard⁵⁾, Bentham⁶⁾ und Eichler⁷⁾, der noch in der neuesten Ausgabe seines Syllabus in der Diagnose der Orchideen ausdrücklich sagt: «Staubgefäß und Griffel verwachsen».

Vergleichende Betrachtung sehr zahlreicher Orchideenblüthen sowie entwicklungsgeschichtliche Studien führen mich dagegen dahin Griffel und Staubfaden bei den allermeisten Orchideen als durchaus frei von einander zu betrachten und nur anzunehmen, daß beide Organe durch eine Streckung der Axe über die Infertionsebene des Perigons emporgehoben werden, so daß die Säule der Orchideen nach meiner Ansicht kein Verschmelzungsproduct verschiedener Phyllome, sondern vielmehr wesentlich ein Axenorgan ist. Anfänge dieser Betrachtungsweise finden sich bei Crüger⁸⁾ und Irmisch⁹⁾, welchen bei Verfolgung der Entwicklung der Orchideenblüte Zweifel an der «Verschmelzung» aufstiegen, wobei aber Irmisch doch ausdrücklich den «Stylus» aus Blättern, nicht aus der Axe ableiten will.

Ich betrachte also die Orchideenblüte als einigermaßen analog derjenigen von *Passiflora*, *Cleome*, *Gynandropsis*, wo ebenfalls die Infertionsebene der Staubblätter durch eine Verlängerung der Blütenaxe über die Petalen weit hinausgeschoben wird. Nur

¹⁾ On *Apostasia*. Wallich plantae asiaticae rariores. Vol. I., S. 75.

²⁾ Genera and species of orchideous Plants. 1830, S. XIV. Vegetable Kingdom. 3 Edit., 1853.

³⁾ Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Orchideenblüte. Pringsheim's Jahrbücher IV., 1865, S. 262.

⁴⁾ Fertilisation of Orchids. 1862, S. 294.

⁵⁾ a. a. O. S. 213.

⁶⁾ Bentham and Hooker, Genera plantarum. Vol. III., S. 461.

⁷⁾ Blüthendiagramme. I., S. 181. Syllabus der Vorlesungen über specielle Botanik. 4. Auflage, 1886, S. 38.

⁸⁾ Organographische Betrachtungen. Linnæa, 1849, S. 495.

⁹⁾ Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen. 1853, S. 42.

ist hier, entsprechend der oberständigen Stellung des Fruchtknotens, das eingeschaltete Axenstück solid, während die äquivalente Säule der Orchideen als lang ausgezogener Axenbecher mindestens einen Kanal, die Fortsetzung der unterständigen Fruchtknotenhöhle, außerdem bisweilen noch die Verlängerung des Axensporns einschließt (vgl. Fig. 41).

Daß dabei das Gynostemium in der Regel median symmetrisch gebaut ist, hängt mit der allgemeinen Zygomorphie der Blüte zusammen und kann uns um so weniger überraschen, als wir bei *Trichopilia*, *Colax* diese mediane Symmetrie im Fruchtknoten selbst gefunden haben. In pelorischen Blüten wird die Säule radiat dreikantig, ganz wie wir es von der Verlängerung eines unterständigen Monokotylen-Fruchtknotens erwarten müssen. Gleichschenkelig dreieckig mit der breitesten Seite nach der Lippe ist normal die Säule von *Limodorum abortivum*.

Ehe ich specieller auf die Gründe eingehe, welche mich bestimmen die ältere Auffassung zu verlassen, wird es sich empfehlen die Hauptformen des Gynostemiums, wie sie bei den Orchideen vorkommen¹⁾, kurz zu besprechen.

Wir wollen dabei beginnen mit einigen Gattungen, welche eigentlich gar keine Säule haben und denen eine solche nur der Gleichförmigkeit wegen zugeschrieben wurde, so daß z. B. Benthams bei ihnen von einer «columna brevissima» oder «columna brevissima vix ulla» spricht. Ich möchte hier vor Allem *Diuris* Sw. beschreiben.

Bei *D. elongata* Sw. (Fig. 54) z. B. finden wir zwischen dem medianen Sepalum nach hinten zurückgeschlagenen paarigen Petalen (*pl*) einerseits und den lang herabhängenden lateralen Sepalen (*sl*) andererseits eine nach abwärts gewandte, aus einem großen Mittellappen und zwei kurzen Seitenlappen

¹⁾ Vgl. Reichenbach, De pollinis Orchidearum genesi. Lipsiae, 1852, S. 27.

bestehende Lippe (*pm*), dicht über welcher die Theile stehen, die der Säule anderer Orchideen entsprechen. Es ist dies zunächst ein aus schmaler Basis fast kegelförmig entwickeltes, in einer von hinten nach vorn schief abfallenden Ebene schräg abgeschnittenes, fast schief trichterförmiges Organ. Dasselbe trägt an seinem höchsten und zugleich hintersten Punkt eine besondere elliptische dickere Fläche (*r*). Diese entspricht

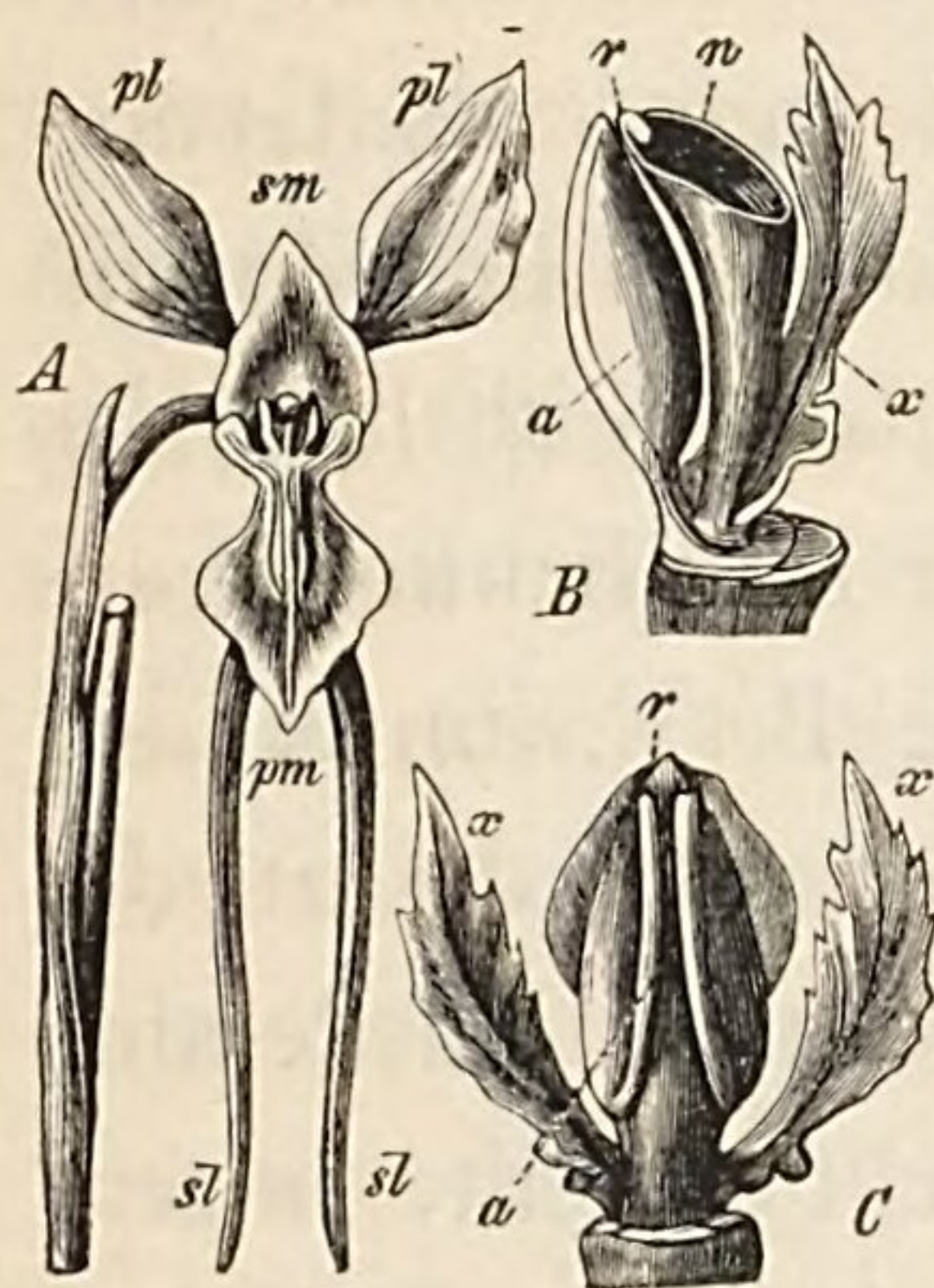


Fig. 54. *Diuris elongata* Sw.
A Blüte von vorn, B Griffel und Staubfaden von der Seite, a Anthere, n Narbe, x Staminodium, r Rostellum, C dasselbe von rückwärts gesehen.

dem sterilen Narbenlappen, dem Rostellum anderer Orchideen, während der sonstige Hohlraum des Trichters als Narbe (*n*) zum Empfang der Pollenmassen dient und bei getrockneten Exemplaren noch reichliche, leicht ablösbare Pollenschläuche enthält. Zwischen diesem Organ und dem unpaaren Sepalum befindet sich dann, auf der Oberseite des unterständigen Fruchtknotens inserirt und frei von der eben besprochenen Griffel- und Narbenbildung, der einzige fertile Staubfaden. Er ist aufrecht, mit kurzem aber deutlichem Filament und

großer normaler introrser zweispaltiger Anthere (*a*), deren Spitze gerade mit dem Rostellum in gleicher Höhe steht und sich demselben so andrückt, daß die Spitzen der reifen Pollinien an der Spitze des klebrigen Rostellums sich anheften können. Nach rechts und links sind dem Filament zwei schmale, blattartige Gebilde (*x*) angewachsen, die aus den S. 88 angeführten Gründen als die paarigen Glieder des äußeren Staubblattkreises zu deuten sind — es wären also die sämtlichen Glieder dieses Kreises vorhanden und mit einander zu einer vorn offenen Röhre verbunden.

Von einem aus Griffel und Staubfaden «verschmolzenen» Gynostemium kann hier gar nicht die Rede sein — noch schöner zeigt dies aber *Diuris maculata* Sw., wo die obere Fläche des

Fruchtknotens breiter und in Folge dessen der Abstand des Staubfadens von dem Griffel noch bedeutender ist.

Bei einer großen Anzahl von Orchideen und verschiedenen Abtheilungen kehrt dann der gleiche Bau mit der Modification wieder, daß zwischen dem Rande des unterständigen Fruchtknotens, wie er durch den Ansatz der Sepalen und Petalen bestimmt ist, einerseits und dem Grunde des Staubfadens und Griffels andererseits eine mehr oder minder hohe Scheibe eingeschaltet ist, welche eben mit dem, was sie trägt, als Gynostemium bezeichnet wird. So unter den Neottieen bei *Zeuxine* Ldl., *Myrmechis* Bl., *Heteria* Bl., *Tropidia* Ldl., doch ist hier das Filament sehr kurz, wodurch die Structur an Deutlichkeit verliert — ein besseres Beispiel ist *Telipogon* H. B. K. unter den Vandeen. Hier verlängert sich der zu der

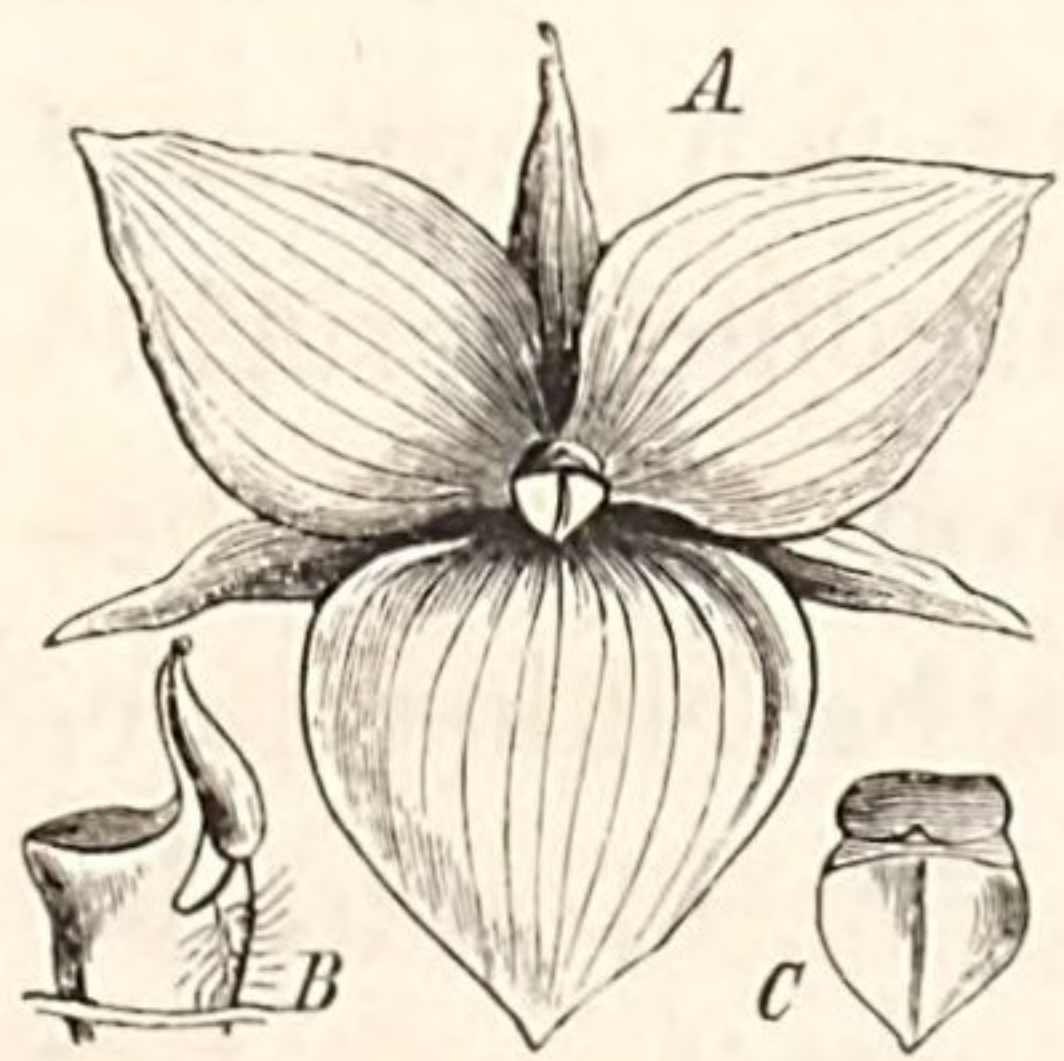


Fig. 55. *Telipogon* sp. A Blüthe, B Säule von der Seite, C dieselbe von vorn.

Ebene, in welcher die Sepalen und Petalen ausgebreitet sind, senkrecht gestellte unterständige Fruchtknoten in derselben Richtung zu einer ganz kurzen, oberhalb des Ansatzes der Petalen liegenden Scheibe. Dieselbe trägt einmal (Fig. 55 B rechts) den einzigen, mit deutlichem Filament aufrecht inserirten, nach innen aufspringenden Staubbeutel. Andererseits (B links) setzt sich die Scheibe fort in eine kurze, nach oben schwach verbreiterte Bildung, welche gegen die Lippe hin die bei aufrecht gedachter Blüthe wagrecht gestellten beiden empfängnißfähigen Narbenflächen trägt. Der dritte Narbenlappen ist wie gewöhnlich steril und bildet das steil aufgerichtete Rostellum, dessen Hinterfläche die Anthere anliegt. An der Spitze desselben bildet sich die Klebdrüse aus, welcher sich beim Aufspringen der Anthere die wachsartigen Pollinien mittelst eines dünnen, wohl ebenfalls der Hinterseite des Rostellums entstammenden Stieles anheften.

Freilich kann man sich hier die Sache auch so denken, daß

der Staubfaden einem kurzen Griffel angewachsen ist, andererseits ist es aber theoretisch nothwendig, daß oberhalb der Ansatz-ebene der Petalen noch ein Internodium und Knoten für die Infertion der Staubblätter angenommen wird — es kommt nur darauf an, ob man sich daselbe unmeßbar dünn, oder wirklich wahrnehmbar vorstellen will.

In der Bildung des Narbenträgers, wie ich vorläufig den mit den Narbenflächen endenden Theil oberhalb des Staubblattanfatzes bei *Telipogon* nennen will, stimmt damit sehr überein *Trichoceros* H. B. K., nur ist hier, soweit ich sehen konnte, die fast stiellose Anthere noch tiefer abwärts inserirt und somit noch weniger Verwachsung von Staubblatt und Narbe vorhanden, die Aehnlichkeit mit *Diuris* noch größer.

Eine ebenfalls aufrecht auf einer kurzen Säule sitzende, aber nicht deutlich gestielte Anthere hat *Malaxis* Sw.¹⁾; sie ist hier von zwei mit ihren benachbarten Rändern verwachsenen Staminodien begleitet und ihr Pollinium tritt auch hier später mit dem aufrechten Rostellum in Verbindung. Die Narbenfläche liegt am Ende der Säule.

Während bei den bisher besprochenen Formen die letztere ganz kurz ist, erscheint sie dann bei ebenfalls aufrechter Anthere stark verlängert bei *Corymborchis* Thou. unter den *Neottieae*, sowie in Benthams Tribus der *Notylieae*, welche sehr verschiedene Gattungen von Orchideen mit wachsartigem Pollen umfaßt, die wesentlich nur darin übereinstimmen, daß die Anthere auf der Rückseite der Säule aufrecht eingefügt ist und ihre Spitze dem höchsten Punkt der letzteren einnehmenden Rostellum anpreßt, während die Narbe mehr und mehr auf die Vorderseite des Gynostemiums zu stehen kommt. In Fig. 32 ist diese Säulenstructur von *Cirrhaea* abgebildet. Denselben Bau mit nur

¹⁾ Darwin a. a. O. S. 130.

wenig entwickeltem, die Antherenspitze nicht erreichendem Rostellum zeigt unser *Limodorum abortivum*.

Bei einer weiteren großen Anzahl von Neottieen ist dann die Anthere mehr oder weniger nach vorn übergeneigt, so daß sie schließlich, wie bei *Hæmaria discolor*, zur Längsaxe des Fruchtknotens rechtwinklig auf der oberen Fläche der Säule aufliegt, wie das Fig. 56 C im Längsschnitt der letzteren zeigt. Gattungen mit schräg vorn übergeneigter (*Dossinia*, *Myrmechis*) oder in derselben Richtung gebogener Anthere (*Anectochilus*) verbinden diesen Typus mit dem eben besprochenen.

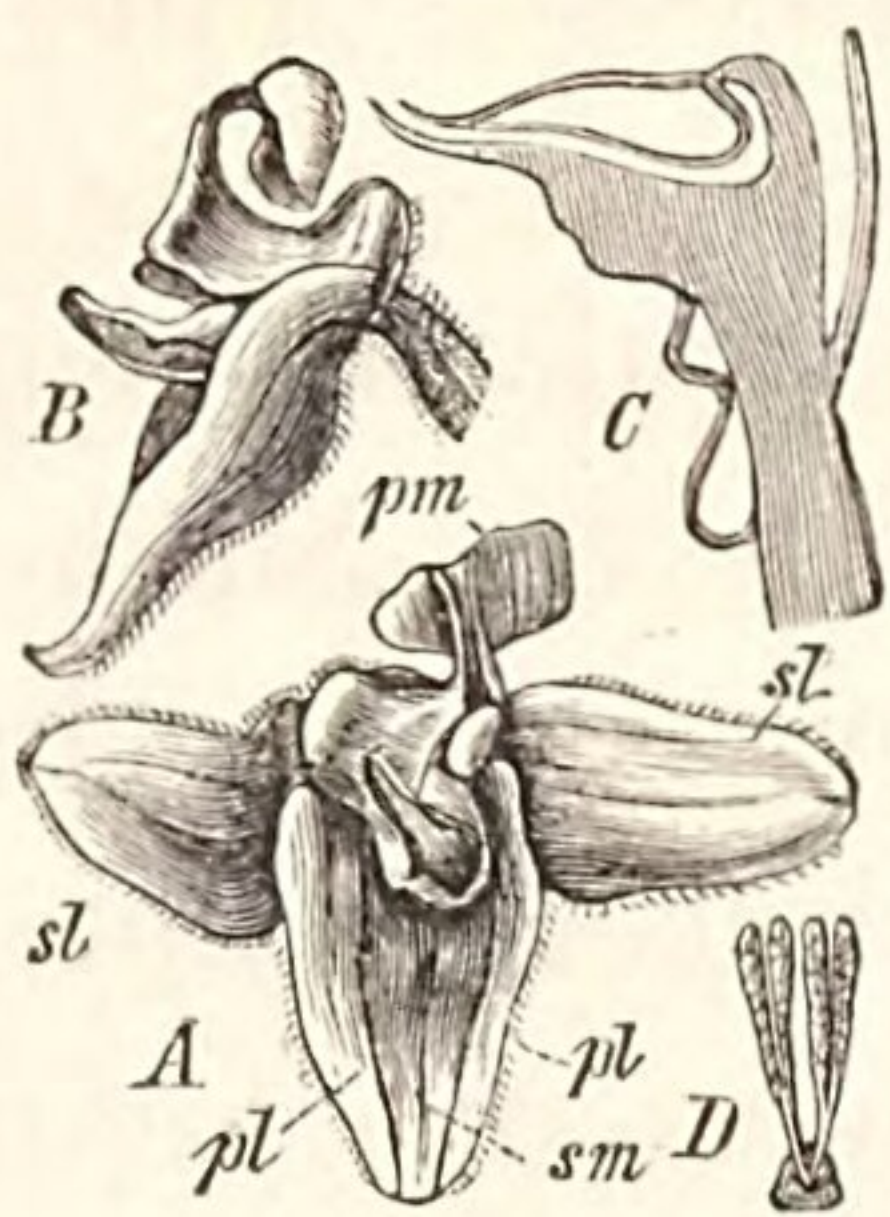


Fig. 56. *Hæmaria discolor* Ldl.
A Blüthe von vorn, B von der
Seite, C Säulenlängsschnitt,
D Pollinium.

Die Ueberbiegung des Staubbeutels nach vorn geht dann noch weiter bei den meisten Epidendreen und Vandeën; auch bei ihnen liegt zwar vielfach der Staubbeutel horizontal auf der Säulenspitze, es kommt aber dabei oft die Anheftungsstelle des Filaments höher zu stehen als die Spitze der Anthere. Denken wir uns eine Säule, wie sie *Telipogon* oder *Hæmaria* hat, in der Weise wachsend, daß die Hinterseite, welche den Staubfaden trägt, sich viel stärker verlängert als die Vorderseite, so wird die Narbe erst schräg und dann senkrecht abwärts gestellt werden, während das Rostellum, wenn es seine Lage mit Bezug auf die Narbenfläche beibehält, sich nach vorn überneigen und endlich, wenn die letztere ganz senkrecht geworden ist, horizontal stellen wird. Eine noch stärker geneigte Lage wird der Staubfaden erhalten, wenn er auf das Rostellum hinabgebogen wird.

Vielfach geht nun diese Ueberbiegung durch stärkeres Wachsthum der Säulenrückseite noch über den eben besprochenen Punkt hinaus. In dem nebenstehend abgebildeten Längsschnitt des Gynostemiums von *Cælogyne speciosa* Ldl. ist die Anthere in Folge der Hebung ihres Anheftungspunktes und der Krüm-

mung des Filaments schräg nach vorn und abwärts gebogen, so daß ihr morphologischer Scheitel ihr räumlich tiefster Punkt

geworden ist. Unter ihr liegt, ebenfalls in dieser Richtung abfallend, das dachartige Rostellum, unter welchem die mit etwas bogig gekrümmtem Rande nach unten abschließende Narbenfläche sichtbar wird. Der Rand der Säule ist außerdem noch von einem hautartigen Saum umgeben, dessen Ausdehnung in der Vorderansicht der Säule von *Pleione lagenaria* Ldl. (untere Figur) noch deutlicher ist. Das durch die vorgebogene Anthere verdeckte Filament ist in dieser Figur mit punktierten Linien angedeutet, die Narbenflächen sind durch das dachartig abfallende, schwach dreilappige Rostellum verdeckt. Die beiden pfriemlichen, je ein Gefäßbündel enthaltenden Spitzen sind als Staminodien zu deuten.



Fig. 57. Oben *Caelogyne speciosa* Ldl. Säulenlängsschnitt, unten *Pleione lagenaria* Ldl., Säule v. vorn.

Ich habe in *Caelogyne* allerdings einen der klarsten und deutlichsten Fälle herausgehoben. Vielfach ist das Filament

ganz kurz und wird außerdem noch von einem besonderen Endlappen der Säulenrückseite (*v*) von außen verdeckt: immerhin ist aber auch in der beistehenden Figur von *Cattleya chocoensis* der Anheftungspunkt des Staubblatts (*a*) höher gelegen als die dem Rostellum (*r*) aufliegende Spitze. Die Abbildung soll außerdem zeigen, wie bei der genannten Art die auf der Vorderseite der Säule liegende Narbenfläche noch deutlich durch etwas vertiefte Grenzlinien in zwei laterale (*nl*) und einen medianen Lappen (*nm*) gefondert ist — erstere sind

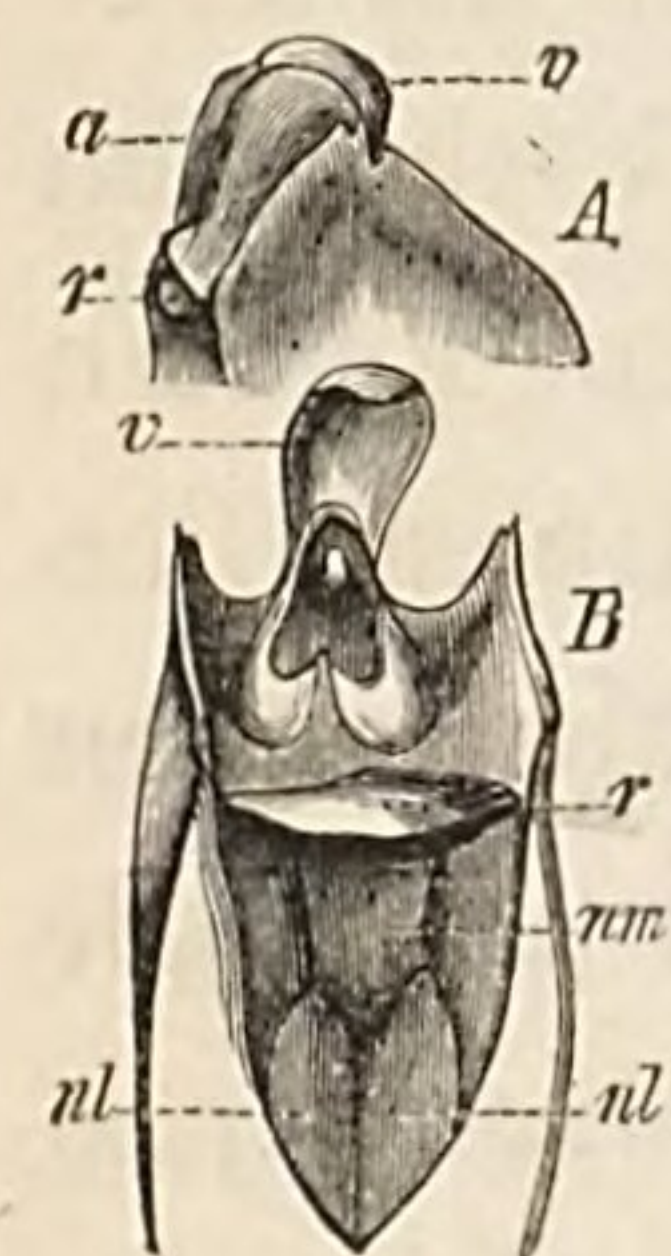


Fig. 58. *Cattleya chocoensis* Rehb. f. A Säulenspitze v. d. Seite, B Säule v. vorn, *v* hinteres Anhängel der Säule, *a* Ansatz des Filaments.

die eigentlichen Narben, letzterer stellt in seiner horizontal nach vorn gebogenen Verlängerung das dachartige Rostellum (*r*) dar.

Eine besondere Stellung nimmt noch *Catasetum* insofern ein, als hier das ganze Staubblatt an der äußersten Spitze der Säule

befestigt ist und daran fast senkrecht herabhängt, wie dies in Fig. 40 dargestellt ist.

Endlich besitzen *Dendrobium* und verwandte Formen eine richtige *Anthera versatilis*: das Filament ist der Hinterkante der

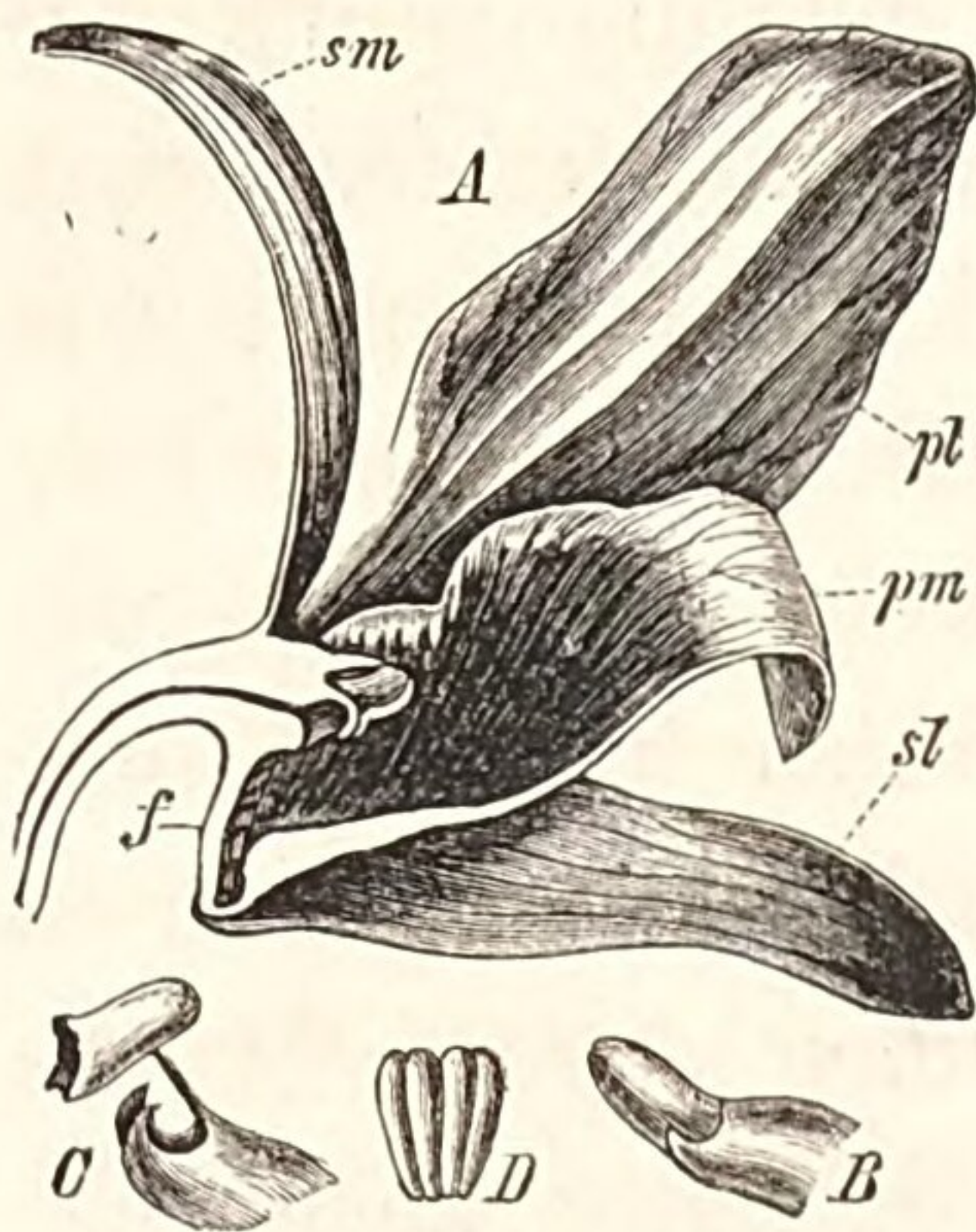


Fig. 59. *Dendrobium nobile* Ldl.
A Blütenlängsschnitt, B Säulenspitze v.
d. Seite, C dieselbe nach Aufhebung der
Anthere, D Pollinium.

Säule parallel aufgerichtet — es liegt aber in einer Furche des Staubbeutels, so daß letzterer an der unberührten Blüthe (B) seine längste Dimension der Säulenhinterkante parallel stellt. Es gelingt aber leicht den Staubbeutel aus dieser Lage zu bringen, wobei die Pollenmassen herausfallen und erkennbar wird, daß die Anthere in der Mitte ihrer Länge leicht beweglich dem Filament eingefügt ist. Das letztere steht also wie bei den *Notylieen*, nur die Richtung

der Anthere ist eine andere. Einigermassen analog ist auch die Anheftungsweise bei *Cephalanthera*.

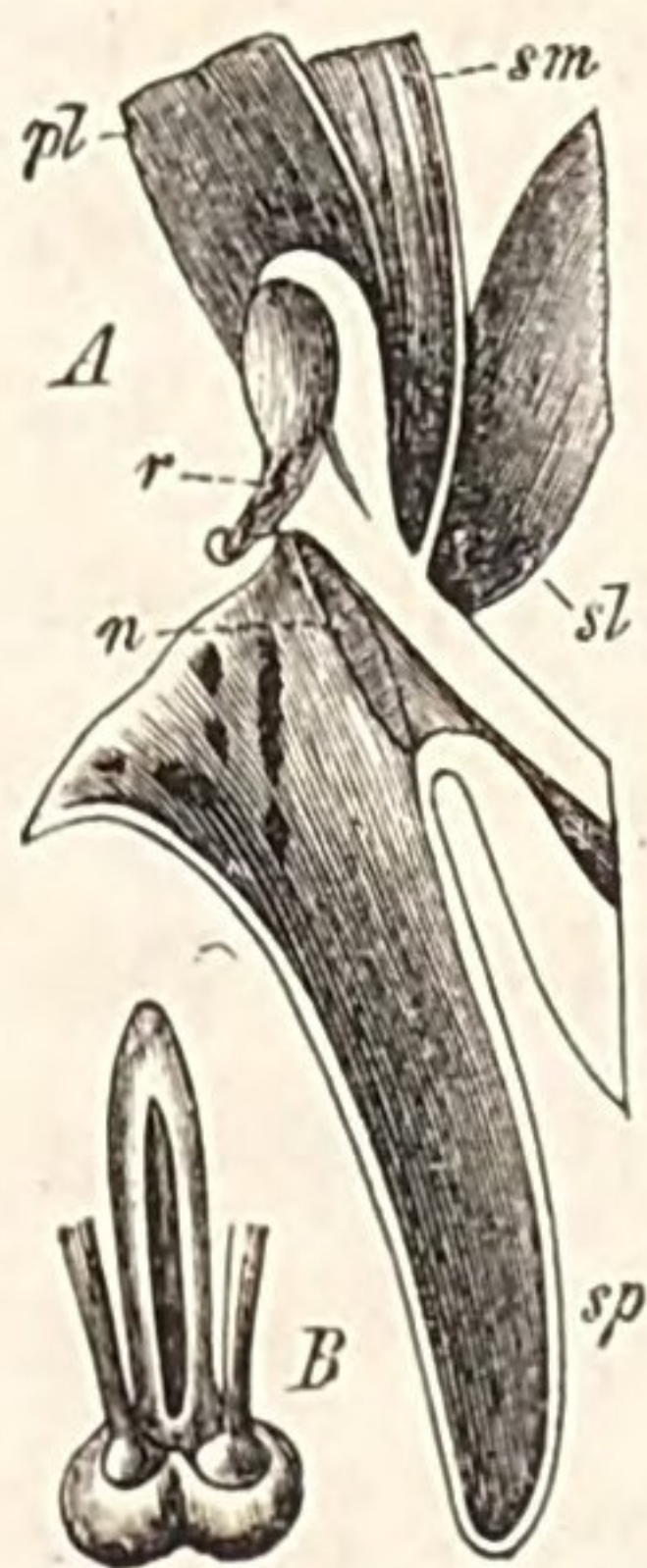


Fig. 60. *Orchis latifolia* L.
A Blütenlängsschnitt, B Rostellum und
Stiele der Pollinien.

Es blieben dann noch zu besprechen namentlich die *Ophrydinae*, bei welchen die Klebdrüsen nicht, wie bei den *Neottieen*, dem oberen, sondern vielmehr dem unteren Ende der Pollinien sich anheften. Was bei Betrachtung der Blüthe von vorn bei *Orchis*, *Gymnadenia*, *Platanthera* als Säule erscheint, ist wesentlich die Anthere. Macht man einen Längsschnitt durch die Blüthe, so erscheinen die Stigmata einfach als directe Fortsetzung des unterständigen Fruchtknotens, als dazu rechtwinklig ausgebreitete, kaum von einem besonderen Griffel getragene Narbenflächen, die eben das

Ende des Fruchtknotens in der Blüthe bezeichnen. Das einzige fruchtbare Staubblatt ist rechtwinklig zur Längsaxe des Fruchtknotens eingefügt, ohne daß eine Sonderung von Filament und

Anthere zu erkennen wäre — die beiden Pollenfächer sind oft weit aus einander gerückt, zwischen sie schiebt sich das Rostellum (*r*) ein, welches z. B. in der nebenstehenden Figur von *Orchis* auch ungefähr dieselbe Richtung zeigt wie die Narbenflächen. Vielfach findet eine stärkere Aufrichtung des Staubblattes statt, welches endlich mit seiner Längsaxe fast dem Fruchtknoten parallel wird. Nur bei wenigen Gattungen, wie bei *Satyrium* L. (Fig. 61), ist eine wirkliche lange Säule vorhanden.

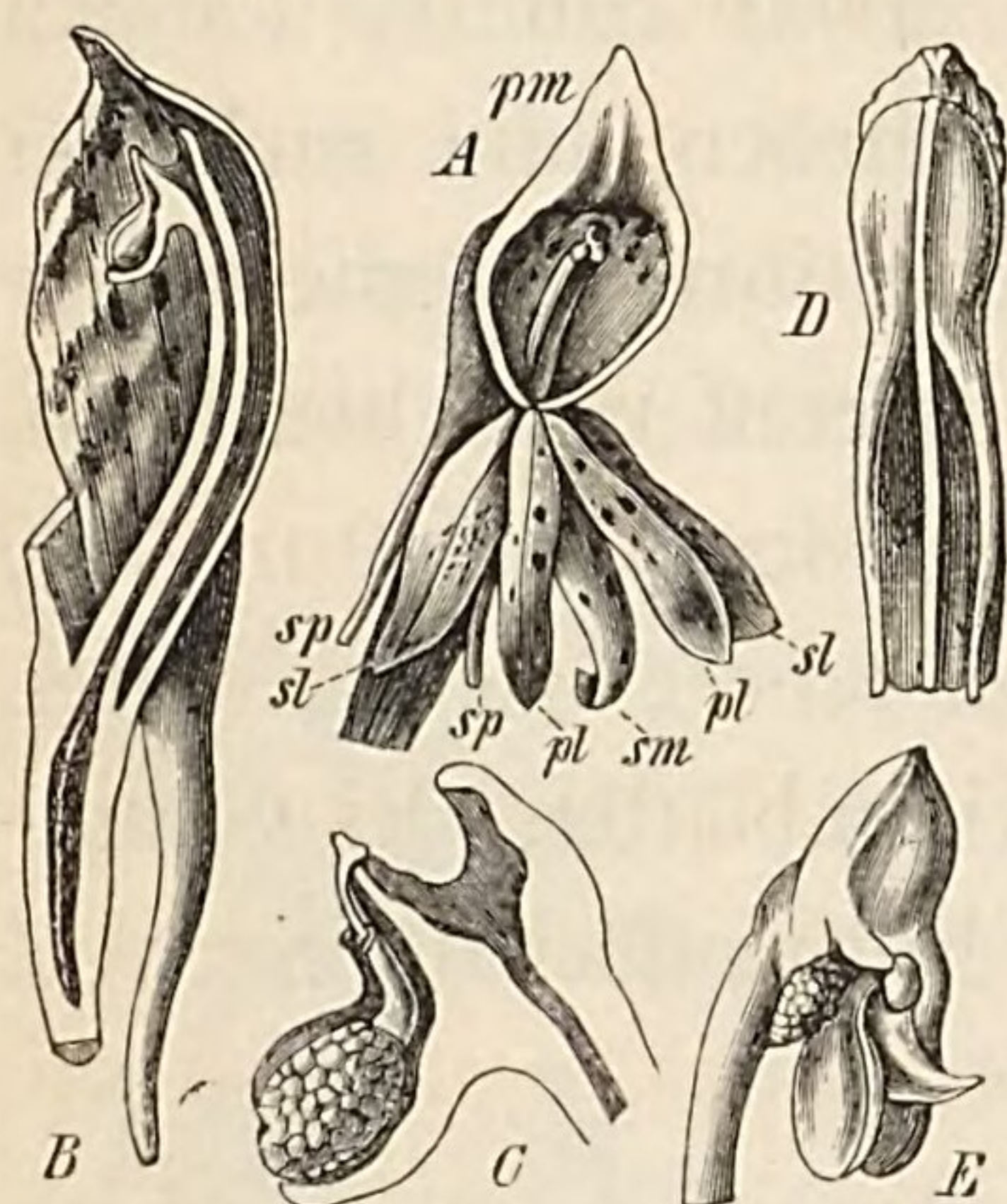


Fig. 61. *Satyrium pustulatum* Ldl.

A Blüte von vorn, *sp* die beiden Sporne der nach oben gewandten Lippe *pm*, B Blütenlängsschnitt, C Längsschnitt der Säulenspitze, D Lippe von hinten, E Säulenspitze von der Seite.

Aber auch hier bleibt die rechtwinklige Anfügung des Staubblatts bestehen, die Narbenfläche nimmt das Ende der Säule ein, das Rostellum schiebt sich, wie in Fig. 61 C und E ersichtlich, zwischen die beiden Pollenfächer — kurz denken wir uns Staubblätter und die drei Narbenlappen von *Orchis* durch intercalares Wachsthum von ihrer Stelle dicht am Perigon abgerückt und in unveränderter Stellung emporgehoben, so erhalten wir die Structur von *Satyrium*.

Hatten wir bei *Diuris*, *Telopogon* und *Hæmaria*, sowie auch bei den «*Operculatae*» (*Epidendreae*, *Vandaeae*) überhaupt ein, abgesehen von feiner Emporhebung, nach Filament und Anthere freies Staubblatt, so werden bei manchen *Ophrydinae* die Narbenlappen in hohem Maße selbständig. So zeigt uns *Habenaria Gourlieana* (Fig. 53 C) vor der aufrechten Anthere (*a*), welche in zwei lange, mit den Klebdrüsen (*g*) endende aufwärts gekrümmte Fortsätze ausgezogen ist, zunächst das Rostellum (*r*). Rechts und links davon beginnen dann die ebenfalls bogig aufgerichteten beiden fertilen Griffeläste, welche in flache, am Rande gewimperte große Narbenflächen (*n*) ausgehen.

Eine Combination beider Erscheinungen bietet dann *Sophro-*

nitis violacea Ldl., wenn ich die in Fig. 62 *B*, *C* mit *n* bezeichneten Bildungen richtig als Narben deute, was noch durch

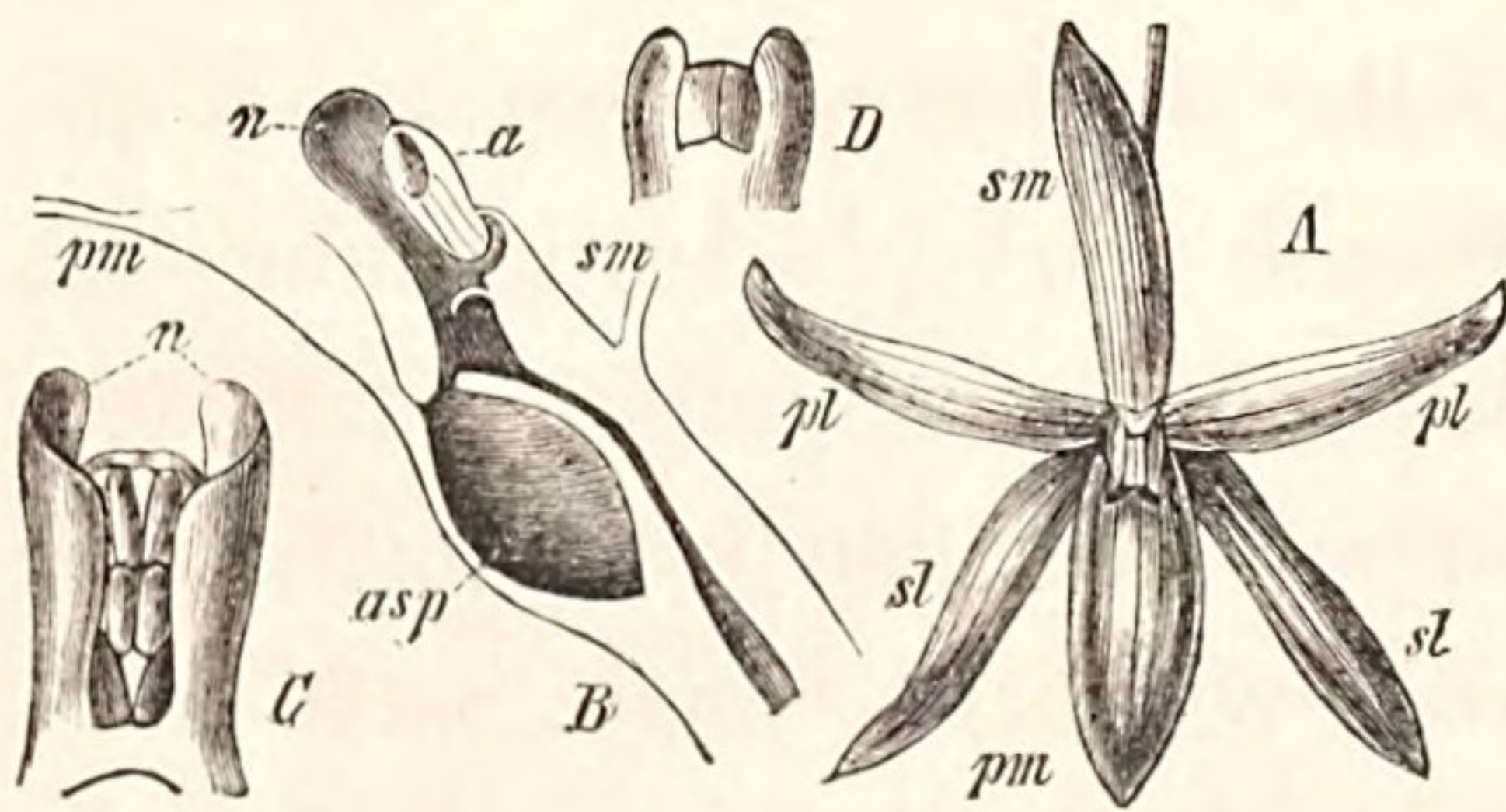


Fig. 62. *Sophronitis violacea* Ldl. *A* Blüthe, *B* Längsschnitt derselben, *C* Säule von vorn, *D* dieselbe von hinten gesehen.

den Versuch zu bestätigen ist. Die Anthere ist hier fast wie bei *Dendrobium* angeheftet, unter ihr befindet sich das abwärts gekrümmte Rostellum, während rechts und links zwei etwas concave Lappen sich erheben, die nach der Structur ihrer Innenseite mir

die Narben zu fein scheinen. Besonders interessant ist hier noch, daß die Säule nur wenig über die Mündung des Axensporns (*asp*) hinausragt, so daß unsere Auffassung sich sehr einfach gestaltet, wenn wir alles, mit Ausnahme der Perigonblätter, des Staubblatts, des Rostellums und der breiten Narbenflächen zur Axe rechnen.

Natürlich haben die vorstehenden Darstellungen durchaus nicht den Formenreichthum der Säule erschöpft, sondern nur die hauptfächlichsten Gestalten derselben kurz geschildert. Eine zwingende Nothwendigkeit zur Annahme einer Verwachsung von Staubblatt und Fruchtblattspitzen hat sich nirgends gezeigt — vielmehr haben wir vielfach Anthere und Filament als deutlich gefondert und frei nachweisen können und wo dies auch nicht der Fall war, ließ sich die Structur der Säule wenigstens eben so gut erklären durch eine Axenverlängerung oberhalb der Perigonblätter als durch die Hypothese der Verwachsung des dann dicht über den letzteren inserirt zu denkenden langen Staubfadens mit einem ebenfalls der ganzen Säulenlänge gleichen Griffel. Wir wollen nun einige Fälle genauer betrachten, in welchen die letztere Deutung eine entschieden gezwungene ist und dann den entwicklungsgeschichtlichen Befund anschließen.

Es würde zunächst für meine Auffassung sprechen, wenn sich bei den Orchideenblüthen überhaupt solche Streckungen der Axe, wie ich sie zur Erklärung der Säule annehme, oberhalb der Sepalen nachweisen ließen. Daß einseitige Axenstreckungen nach abwärts, nach der Seite des Labellums hin vorkommen, ist ja im zweiten Abschnitt vielfach gezeigt worden; ich erinnere nur an die Abrückung der Sepalen und der Lippe bei *Drymoda* — wir haben jetzt nur die aufwärts gerichteten intercalaren Axenstreckungen zu betrachten.

Ein ausgezeichnetes Beispiel in dieser Hinsicht ist die zu den Neottieen gehörige Gattung *Ponthieva* R. Br. Wie die beistehende, nach frischen Blüthen gezeichnete Abbildung von *P.*

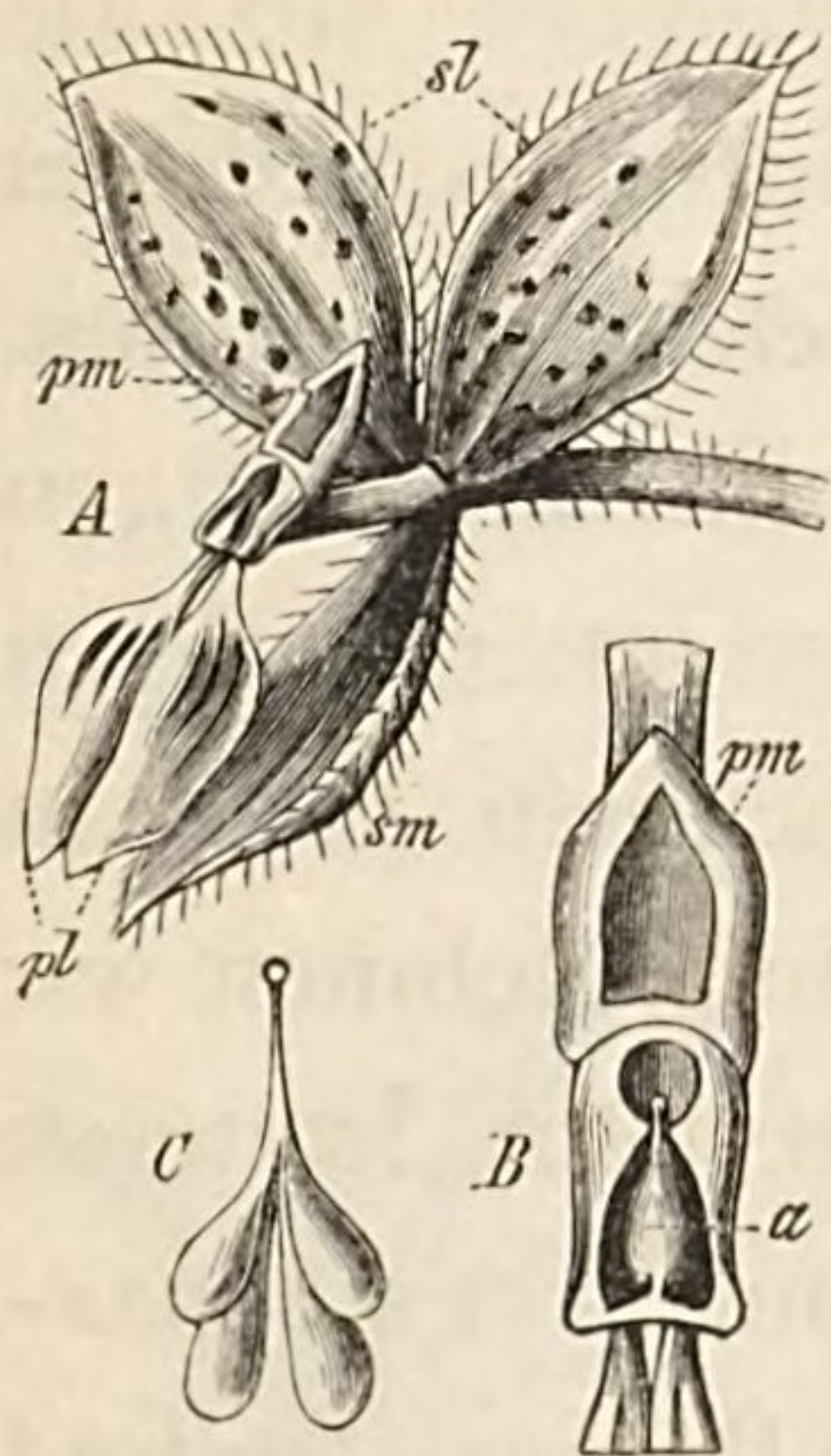


Fig. 63. *Ponthieva maculata*.
A Blüthe, B Säule von oben,
a Anthere, C Pollinium.

maculata lehrt, ist hier zwischen der Ansatz-ebene der Sepalen (*sm*, *sl*) und derjenigen der Petalen (*pm*, *pl*) genau eine eben solche «Säule» vorhanden, wie sonst unterhalb des Staubblatts, und doch wird es wohl als außerordentlich gefucht erscheinen, wenn man hier annehmen wollte, diese ebenfalls vom Narbenkanal durchzogene Säule zwischen Kelch und Krone sei aus den verwachsenen Stielen der sämtlichen Kronblätter, dem Filament des Staubblatts und den drei Narben «conferruminirt». Der ganze Bau erinnert sofort an

Passiflora, *Gynandropsis* u. f. w., wo ebenfalls zwischen den Hochblattkreisen der Blüthe Axenstreckung vorkommt. Denken wir uns bei *Passiflora* den Fruchtknoten unterständig, die Sepalen und Petalen dagegen statt auf einem besondern Axenbecher auf der gestreckten Axe selbst inserirt, so haben wir nahezu den Bau von *Ponthieva*.

Diese Gattung zeigt uns also, daß bei den Orchideen unzweifelhaft Axenstreckungen oberhalb der Einfügungsebene der Sepalen vorkommen. Nun haben wir den so häufigen und

stets mit dem Gynostemium in innigster Verbindung erscheinenden «Säulenfuß», der ja ohne jede Grenze in die Säule selbst übergeht, als Axenausbreitung erkannt. Um wie viel vereinfacht sich dann unsere Vorstellungsweise, wenn wir auch das Gynostemium selbst zur Axe rechnen, gegenüber der Annahme, daß das letztere aus vier bis sieben verschiedenen Blütenblättern «verschmolzen» sei. Wir hätten dann einmal Axenstreckungen nach unten auf der labioskopen Seite und andererseits Axenstreckungen nach oben in der stelioskopen Blüthenhälfte. Es könnten schließlich die Perigonblätter nach zwei entgegengesetzten Seiten aus einander gezerzt sein, wenn beide Streckungen gleichzeitig erfolgen. In dieser Richtung lassen sich nun auch specielle Argumente anführen.

Ein ganz ausgezeichnetes bietet die Gattung *Gongora* (Fig. 64), mit deren Säulenfuß wir uns S. 62 beschäftigt haben.

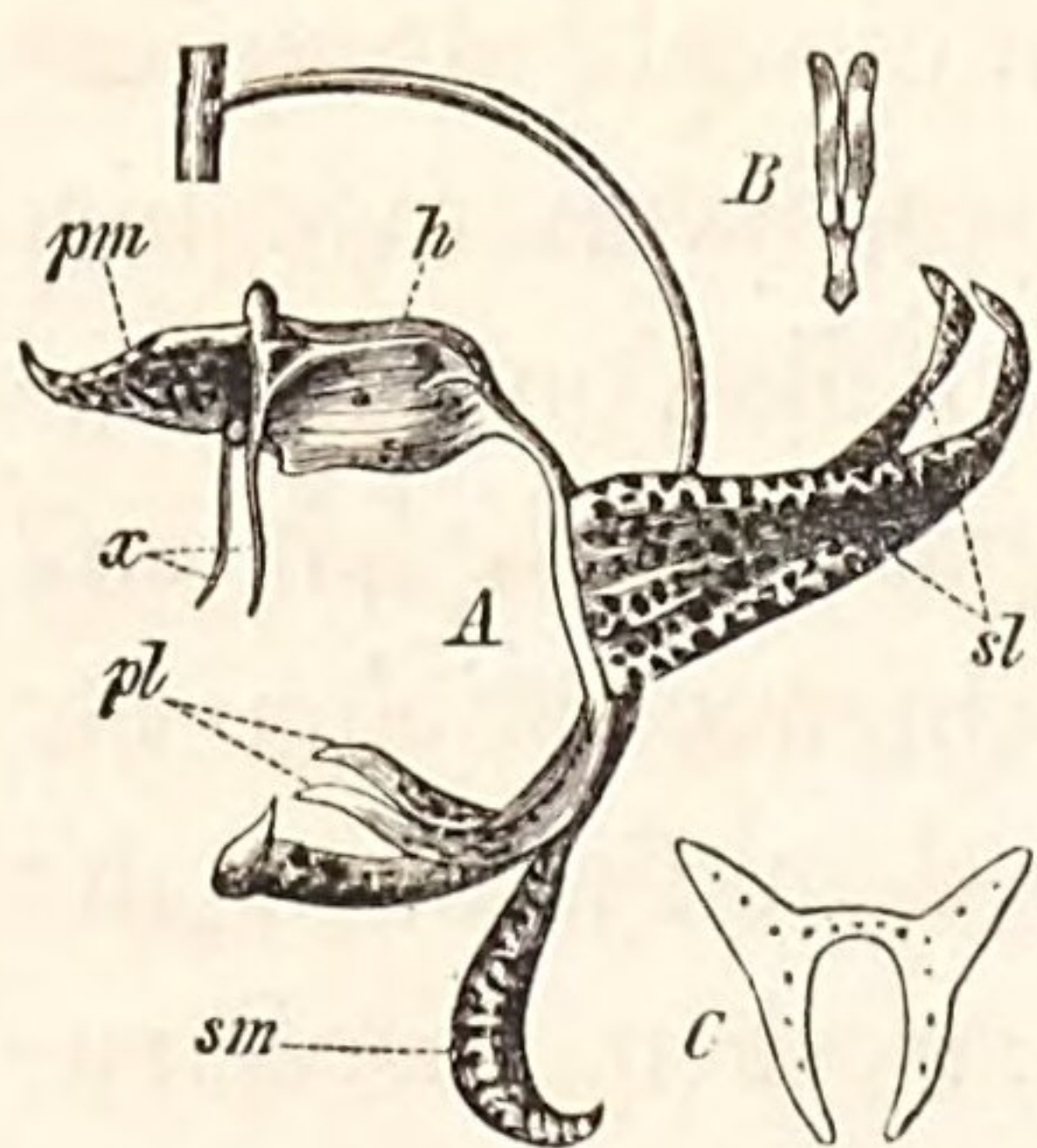


Fig. 64. *Gongora tricolor* Rchb. f.

Es wurde ausgeführt, daß hier die paarigen Sepalen (*sl*) gar nicht auf dem unterständigen Fruchtknoten, sondern vielmehr ganz an dem Säulenfuß inserirt sind. Nehmen wir nun die Grenze zwischen dem letzteren und der Säule selbst da an, wo die paarigen Sepalen abwärts aufhören, so sind die paarigen Petalen und das Mediansepalum vollständig auf dem Gynostemium selbst inserirt. Der Gedanke, als sei das

unpaare Sepalum (*sm*) mit seinem unteren Theil der Säule nur angewachsen, wird dadurch ausgeschlossen, daß die Leisten des Fruchtknotens sich bis zu dem Punkte hinabziehen, wo daselbe sich abbiegt, und daß auch sonst die betreffende Strecke ganz Färbung u. f. w. des Fruchtknotens hat. Außerdem sind aber auf dieser Strecke auch die Petalen herablaufend der Säule angefügt. Halten wir also an der eben angenommenen Begrenzung der Säule fest, so sind hier auf ihr drei Perigonblätter inserirt,

was doch für ihre Axennatur spricht; setzen wir aber die Basis der Säule erst an den Punkt, wo die Petalen und das mediane Sepalum frei werden, so haben wir zwei von vorn betrachtet ganz gleich aussehende Stücke, von welchen das obere noch zum Säulenfuß, also zur Axe gehört, während das untere ein Verschmelzungsproduct verschiedener Phyllome darstellt. Dabei ist noch besonders zu betonen, daß der Narbenkanal natürlich in gleicher Weise beide Stücke durchzieht. Wie viel einfacher gestaltet sich hier die Sache, wenn wir die ganze Säule als eine Fortsetzung des im gleichen Sinne gebogenen unterständigen Fruchtknotens betrachten, welcher auf der oberen Seite der Blüthe der weit vorgezogene Säulenfuß als einseitige Axenausbreitung einigermaßen entspricht. Wir haben dann die gleiche sonderbare Verstreung der verschiedenen die Blüthe zusammensetzenden Hochblätter an beiden Axengebilden.

Sehr werthvoll für unsere Zwecke ist dann *Thecostele*. Nach der älteren Deutung müssen hier das Labellum, das Filament, die Anthere und der Griffel zusammenwachsend die schon S. 66 beschriebene Hypochilbildung darstellen. Rechnen wir dagegen diese letztere und die Säule zur Axe, so kommen wir aus mit einer durch den Verlauf des Narbenkanals (*nc*) in Fig. 65 *B* in ihrer Richtung bezeichneten S-förmigen Biegung der hohlen Axe, verbunden mit einer einseitigen Axenausbreitung nach abwärts, welche das Hypochil bildet.

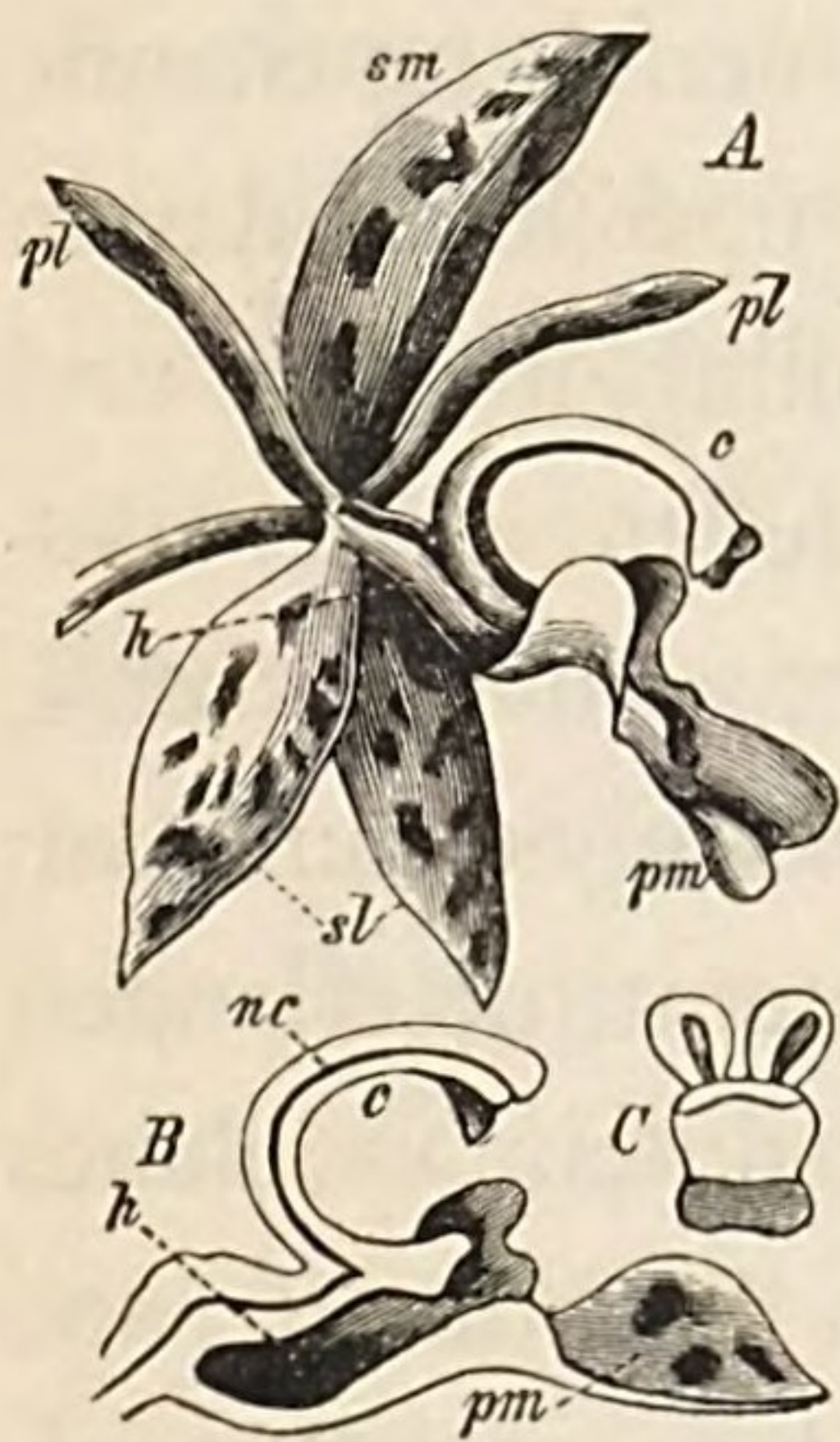


Fig. 65. *Thecostele Zollingeri*
Rchb. f.

Recht bemerkenswerth ist weiter, daß bei *Mormodes* Ldl. die Drehung des unterständigen Fruchtknotens sich auf die Säule fortsetzt und zwar, wie ich mich bei *M. Colossus* Rchb. f. und *M. pardina* Ldl. überzeugen konnte, in gleicher Richtung. Sollte nicht auch dies für die Fortsetzung der hohlen Axe über das

Perigon hinaus sprechen? Eine Torsion der Säule ist auch bei *Coryanthes* (Fig. 37) vorhanden.

Entscheidend ist dann die Entwicklungsgeschichte. Dieselbe lehrt, daß zunächst das fruchtbare Staubblatt, die paarigen Staminodien, sowie die drei Carpellspitzen ganz unabhängig von einander auftreten, wie dies Payer¹⁾ schon von *Calanthe veratrifolia* abgebildet hat. Bald früher, bald später erfolgt dann bei den meisten Gattungen unterhalb dieser Anlagen die Streckung, welche dieselben auf die Spitze eines Gynostemiums hebt. Bleibt diese Streckung aus, so erhalten wir die Verhältnisse von *Diuris* (Fig. 54).

Es wird zweckmäßig sein, hier die Gattungen voranzustellen, bei welchen die Säule durch ein ganz spätes intercalares Wachstum sich ausbildet, weil sie am deutlichsten zeigen, daß von einem Verschmelzen nicht die Rede ist. Hierzu gehören von unseren einheimischen Orchideen gerade diejenigen, welche das längste Gynostemium besitzen, nämlich *Cephalanthera* und *Limodorum*. Schon 4 mm lange Knospen von *C. rubra* haben noch gar keine Säule — der mit deutlichem Filament versehene Staubfaden ist gerade aufgerichtet, sammt den rechts und links davon stehenden Oehrchen auf dem Fruchtknoten selbst inseriert und auch die Narbenfläche liegt noch ziemlich in dessen oberer Begrenzungsebene. In dem Maße, wie die Knospe heranwächst, schiebt sich zwischen die eben beschriebenen Bildungen und den Fruchtknoten ein erst niedriges, selbst an centimeterlangen Knospen noch wenig entwickeltes Zwischenstück ein, welches erst an bereits gefärbten Knospen kurz vor dem Aufblühen seine letzte kräftige Streckung ausführt. Ganz ähnlich verhält sich *Limodorum abortivum*, bei welchem in centimeterlangen Knospen die Säulenbildung beginnt.

Bei *Thunia Marshalliana* Rchb. f. mißt die schließlich 2 cm

¹⁾ a. a. O. T. 142.

lange Säule an centimeterlangen Knospen noch keinen Millimeter und ist nur etwa $\frac{1}{4}$ so lang als der vollkommen aufrechte große Staubbeutel, dessen Niederbiegung auf das Rostellum noch weit später erfolgt. Knospen von 3 mm Länge haben noch keine Säule, sondern zeigen Filament und Rostellum in gleicher Höhe mit den Sepalen inserirt.

Stanhopea, *Gongora* u. A. zeigen den Beginn der Streckung der Säule etwas früher, immer aber doch relativ spät. Es ist dies insoweit bemerkenswerth, als nach Payer auch bei *Cleome*, *Passiflora* die Axenstreckungen sehr spät erfolgen, während die gemeinsame Streckung verwachsener Pphyllome bei den Sympetalen viel früher geschieht.

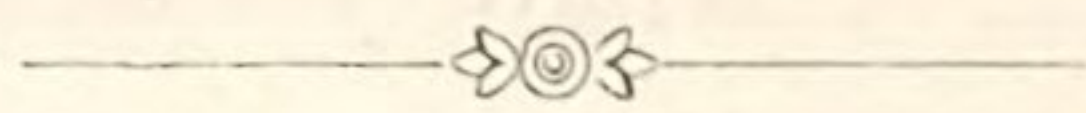
Mit der Annahme, daß die Säule der Orchideen eine Axenbildung sei, stimmt endlich vortrefflich ihr anatomischer Bau. Nur bei verhältnißmäßig zarten Blüthen nämlich enthält das Gynostemium lediglich die aus dem fruchtbaren Staubblatt, den Staminodien und Carpellspitzen kommenden Blattspurstränge. In den großen kräftigen Säulen von *Catasetum*, *Anguloa*, *Lycaste*, *Maxillaria*, *Cattleya* u. f. w. zeigt dagegen der Querschnitt ganz das Bild eines normalen Monokotylenstammes mit sehr zahlreichen unregelmäßig über die ganze Fläche zerstreuten Bündeln, so daß Gérard¹⁾ in solchen Fällen vergeblich den Verlauf jener Blattspurstränge zu verfolgen versuchte. Successive Längsschnitte haben mich überzeugt, daß hier vielfach auch stammeigene Stränge vorkommen, welche nach oben im Gewebe aufhören, ohne in eines der genannten Blattorgane einzutreten. Die Zahl der sämmtlichen in der Säule enthaltenen Fibrovasalfstränge kann fünfzig und sechzig übersteigen.

Fassen wir alle vorstehenden Ausführungen zusammen, so wird wohl zugegeben werden, daß die Auffassung der Säule als eines aus der Axe hervorgehenden Trägers der Staubblätter

¹⁾ a. a. O. S. 231, 233.

und Carpellspitzen der bisherigen Deutung vorzuziehen ist, nach welcher die Masse des Gynostemiums aus den Filamenten und den mittleren Theilen der Carpelle durch eine Verwachsung gebildet wird. Die Aehnlichkeit mit *Passiflora* ist noch größer, wenn wir die neuerdings meistens zu den Orchideen gerechneten Gattungen *Apostasia*¹⁾ und *Neuwiedia*²⁾ hinzuziehen, wo an einer sehr schlanken Säule feitlich zwei bis drei Staubblätter mit deutlichem Filament entspringen, während die Fortsetzung der Säule über diese hinaus mit den endständigen Narben abschließt.

Ich möchte schließlich noch daran erinnern, daß auch bei den vegetativen Axen der Orchideen ungewöhnliche Abrückungen z. B. der Achselknospe von ihrem Tragblatt vielfach vorkommen²⁾).



VII. Die Gestaltung der Säule und die auf derselben befindlichen Hochblätter.

Im vorigen Abschnitt ist ausgeführt worden, daß nicht alle Orchideen ein Gynostemium besitzen (*Diuris* Fig. 54). Von diesem Grenzfall führt dann eine ununterbrochene Kette von Uebergängen zu der besonders lang und schlank entwickelten Säule, wie sie z. B. bei *Cycnoches* (Fig. 31) sich findet. Aeüßerst geringe Höhe bei großer Breite hat noch unter den sonst so hoch differenzirten Vandeen z. B. *Angrecum sesquipedale*. Bei geringer Länge ist das Gynostemium gewöhnlich ziemlich gerade — im Gegenfall tritt meistens eine nach der Lippe concave Krümmung ein, die bei *Cycnoches*, *Polycynis*, Rchb. f., *Chrysocynis* Rchb. f. einen besonders hohen Grad erreicht. Der Querschnitt der Säule ist nur selten (*Limodorum*) dreikantig, wie es der Fortsetzung eines trimeren unterständigen Fruchtknotens

¹⁾ Vgl. Reichenbach, Xenia. Bd. II., t. 106, 196.

²⁾ Vgl. Pfitzer, Morphologie der Orchideen. S. 154.

am meisten entsprechen würde — meistens ist das Gynostemium auf der Rückseite convex, nach dem Labellum hin flach oder concav. Vollständig kahnförmig wird die Säule bei *Bollea* Rchb. und in denjenigen Fällen, wo sie bei starker Krümmung des Querschnitts breit geflügelt ist, wie bei *Caleana* R. Br. Die Wölbung des Gynostemiums nach der einen, seine Abflachung nach der andern Seite entspricht dem Umstande, daß dasselbe in älteren Knospen etwa die Hälfte des von den Perigonblättern umschlossenen Raumes einnimmt und sich nach außen gegen das von der Axe abgewandte unpaare Kelchblatt hin freier wölben und entwickeln kann als nach innen, wo einmal die große Lippenanlage der Säule anliegt und ferner die Knospe durch die Anpressung an die Blüthenstandsaxe an und für sich abgeplattet wird.

Wo der Staubbeutel der Spitze des Gynostemiums aufliegt, ist dasselbe meistens abgeflacht, eine ziemlich tiefe von der Anthere überdeckte Grube unterhalb der letzteren findet sich bei *Phajus* vor.

Auf der Säule der Orchideen können entspringen 1. das in der Regel allein fruchtbare unpaare Staubblatt des äußeren Kreises, 2. die bei den *Cypripedilinae*, wo das eben erwähnte Organ staminodial wird, fertilen, sonst oft als Staminodien entwickelten paarigen Staubblätter des inneren Kreises, 3. vielleicht das unpaare Glied des letzteren und 4. die paarigen äußeren Staubblätter. Endlich ist oft das Labellum weit hinauf der Säule angewachsen, während Sepalen und paarige Petalen nur selten darauf entspringen.

Was das fruchtbare einzige Staubblatt der typischen Orchideen betrifft, so sind dessen Hauptformen schon S. 115 besprochen worden. Nur bei den *Ophrydinae* ist es mit so breiter Basis inserirt, daß ein Filament gar nicht zu unterscheiden ist — im Uebrigen ist das letztere bisweilen sehr kurz (*Malaxis*), aber doch erkennbar, häufiger sehr deutlich entwickelt. Da die

Ueberneigung der Anthere nach vorn, wo sie überhaupt geschieht, ganz spät erfolgt, so kann dieselbe für die Grundeinteilung der Orchideen nicht wesentlich in Betracht kommen und ist es unnatürlich z. B. *Cirrhaea* und *Gongora* deshalb in verschiedene Gruppen zu stellen¹⁾, weil der Staubbeutel in ersterem Fall aufrecht auf dem Rücken der Säule steht, in dem zweiten vorn übergebogen ist. In der ungeheuren Mehrzahl der Fälle ist das Connectiv nur schmal entwickelt — sehr breit finden wir es bei *Pterygodium* und verwandten Formen, wo die Pollenfächer noch viel weiter von einander entfernt sind als bei unserer einheimischen *Platanthera montana* Rchb. f. (vgl. Fig. 45).

Das Aufspringen der Anthere erfolgt mit einer oder zwei Spalten nach innen hin — nur an dem wenig geneigten Staubbeutel von *Sumipia* Ldl. nach oben, was noch weiter aufzuklären bleibt. Bei *Malaxis* schrumpfen nach ähnlichem Aufspringen die Wandungen der aufrechten Anthere so zusammen, daß sie nur noch die Basis der in ihrer ursprünglichen Lage stehen bleibenden Pollinien bedecken.

Die Pollenmassen, auf deren Structur ich hier nicht eingehen will, da dies zu sehr in systematische Betrachtungen hinführen würde, liegen in einem, zwei, vier, acht oder mehr durch zarte Scheidewände getrennten Fächern und zeigen die mannigfaltigsten Uebergänge von ganz weicher zu hornartig fester Substanz, so daß auch sie mir als Basis des Systems der Orchideen ganz ungeeignet erscheinen. Viel wichtiger ist das von Reichenbach²⁾ schon 1852 vorangestellte Verhalten der Anthere, welche bald nach dem Herausfallen des Pollens welkt (*Neottiae*), bald schon bei der Entfernung der Pollinien abfällt (*Operculatae*). Der letztere Ausdruck ist nur infofern nicht

¹⁾ Bentham and Hooker, *Genera plantarum*. S. 479.

²⁾ De pollinis Orchidearum generi. S. 27.

glücklich gewählt, als ja von der Anthere sich kein Deckel ablöst, sondern vielmehr die ganze Anthere entfernt wird. Zwischen diesen «*Deciduae*», wie ich sie lieber nennen möchte, und den mit bleibender Anthere versehenen *Neottiae* einerseits und den *Ophrydinae* andererseits besteht dann noch, soweit Anheftung der Pollenmassen an eine Klebmasse stattfindet, der wesentliche Unterschied, daß diese Anheftung bei der ersteren an der morphologischen Spitze, bei der letzteren am Grunde der Anthere geschieht. Bei *Isochilus linearis* liegt die Klebfläche an der Vorderseite des aufrechten Staubbeutels, also etwa in der Mitte zwischen den eben hervorgehobenen Extremen.

Auch ein genaueres Eingehen auf die Anhangsgebilde der Pollinien Caudicula und Glandula behalte ich einer weiteren Veröffentlichung vor — hier sei nur bemerkt, daß Reichenbach¹⁾ mit Recht kürzlich betont hat, daß die Klebmasse auch bei Malaxideen und Epidendreen sich vorfindet, während sie nach älteren Angaben das charakteristische Merkmal der Vandeen unter der *Deciduae* sein sollte. Ich habe z. B. bei *Epidendrum ciliare*, dem eben genannten *Isochilus*, bei *Pleurothallis Cardium* Rchb. f. «Klebdrüsen» in schönster Entwicklung gefunden. Ferner hat derselbe richtig hervorgehoben, daß unter der Bezeichnung Caudicula zwei ganz verschiedene Dinge gehen, nämlich einmal die mit mehr oder weniger Pollentetraden vermischten Viscinstränge, welche allmählich in blasse Massen locker verbundener solcher Tetraden übergehen, wie sie bei den meisten Epidendreen vorkommen, aber auch bei *Pleurothallis* und anderen Malaxideen nicht fehlen, und andererseits die überhaupt gar nicht aus dem Staubblatt stammenden, sondern vom Rostellum sich ablösenden Gewebestreifen, wie sie bei den *Sarcanthinae*, *Lycastinae* u. f. w. so deutlich Pollinien und Klebmasse verbinden. Hinsichtlich der

¹⁾ Ueber das System der Orchideen. Bullet. d. Congrès internat. de Botanique etc. à St. Pétersbourg. 1885. S. 47.

Entwicklung dieser Gebilde kann ich auf die älteren Arbeiten, namentlich von J. D. Hooker¹⁾, Hofmeister²⁾ und Wolf³⁾ verweisen.

Bei den *Cypripedilinae* wird dann bekanntlich das sonst fruchtbare Staubblatt staminodial und bei manchen Arten, z. B. *Paphiopedilum Schlimii* ganz zart und blattartig, während die benachbarten Glieder des inneren Kreises den Pollen bilden. Die Säule ist hier meistens gleichseitig dreikantig, die beiden fruchtbaren Staubblätter sind abwärts umgebogen, wobei die Knickungsstelle oft als ein besonderer Höcker an jeder Seite der Säule erscheint, den man leicht irrthümlich für das Rudiment eines weiteren Organs halten könnte. In dieser Gruppe sind außerdem wohl Anwachsungen der Filamente an die Axenverlängerung anzunehmen, da z. B. bei *P. barbatum* das Staminodium sich von der letzteren oberhalb der Stellen lostrennt, wo die Filamente frei werden, obwohl doch letztere dem inneren, ersteres dem äußeren Staubblattkreis angehört.

Auf der Säule werden ferner die gleichen drei Staubblätter sämmtlich regelmäßig fruchtbar bei *Neuwiedia* Bl. und *Arundina pentandra* Rchb. f.⁴⁾. Daß die paarigen im letzteren Fall zum inneren Kreise gehören, folgt aus dem gleichzeitigen Vorkommen der paarigen äußeren als Staminodien vor der Säule (S. 87). Außerordentlich häufig erscheinen dann an deren Spitze zwei Oehrchen von größerer oder geringerer Entwicklung, in welche ein Gefäßbündel eintritt (Fig. 57) und die man längst als die rudimentären paarigen Staubblätter des inneren Kreises gedeutet hat. Entwicklungsgeschichtlich wurden sie als solche von Payer bei *Calanthe* erwiesen und wenn auch bei *Stanhopea*, *Pholidota*, wo ich ihre Entwicklung untersuchte, dieselben etwas gegen

¹⁾ Philosoph. Transact. 1854, S. 259. Annal. scienc. natur. Botan. IV. Ser., Bd. 3, S. 84.

²⁾ Neue Beiträge zur Embryobildung der Phanerogamen. Abhandl. d. Kön. sächsl. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. V., 1861, S. 651.

³⁾ a. a. O. S. 263.

⁴⁾ Xenia. Bd. II., Taf. 105.

die paarigen Sepalen verschoben erschienen, so daß sie nicht genau vor der Mediane der Petalen standen, so bleibt zu berücksichtigen, daß das in jungen Stadien so überaus starke Wachsthum des fertilen Staubblatts bei sehr schwacher Entwicklung der paarigen inneren Perigonblätter eigentlich eine solche Verschiebung nothwendig herbeiführen muß. In einer Reihe von Fällen haben auch R. Brown¹⁾, Darwin²⁾ und Gérard³⁾ nachgewiesen, daß die Gefäßbündel dieser «Auriculae» der Säule sich mit denjenigen vereinigen, welche aus den paarigen Petalen kommen.

Etwas zu weit scheint mir Reichenbach⁴⁾ zu gehen, wenn er 1877 «die meisten, vielleicht (?) alle Flügel der Säule als freigewordene Staminallenden» anspricht und namentlich *Oncidium*, *Odontoglossum* und *Epidendrum* als in dieser Hinsicht zweifellos nennt. Gewiß kommen hier solche Staminodien vor — aber es ist in jedem Fall genauer zu untersuchen, was dazu gehört und was, wie das franlige Clinandrium vieler Formen, bloße Wucherung des Säulenrandes, also nach meiner Auffassung eine diskusartige, von der Axe ausgehende Bildung ist. Mir haben Blüthen von *Oncidium sphegiferum* Ldl. vorgelegen, welche auf der Säule neben der normalen Anthere noch weitere Staubbeutel gleicher Form gebildet, also die sonst vorhandenen Staminodien fertil entwickelt hatten, während dabei die Säulenflügel ruhig fortbestanden. Bei *Stanhopea*, wo die beiden Spitzen neben der Anthere (Fig. 34 B y) entwicklungsgeschichtlich als Staminodien erwiesen sind (S. 69), kommen außerdem breite Säulenflügel vor, die nur als Wucherung ohne den Werth von Phyllomen betrachtet werden dürfen. Bei *Cattleya chocoensis* (Fig. 58) sind

1) On the organs and mode of fecundation in Orchideae and Asclepiadeae. Transact. Linnean Society. Bd. XVI., 1831, S. 499.

2) a. a. O. S. 295.

3) a. a. O. S. 232.

4) Botan. Zeit. 1877, S. 40.

die Spitzen rechts und links vom Staubbeutel Staminodien, der große mit *v* bezeichnete Fortsatz dagegen ist eine Emergenz.

Da die fleitlichen Auswüchse auf der Säule bisweilen eine starke Entwicklung erfahren, z. B. bei *Drymoda* (Fig. 10 *y*) und andern *Bolbophyllinae* als Flügel erscheinen, welche die paarigen Petalen an GröÙe übertreffen, so möchte ich sie mit dem besonderen Namen der Stelidien bezeichnen, wobei dann bei den einzelnen Gattungen entwicklungsgeschichtlich festzustellen sein wird, ob dieselben überall, wo sie groß und deutlich auftreten, Staminodien entsprechen. Bezeichnungen nach der morphologischen Dignität lassen sich bei dem jetzigen Stande unserer Kenntniß noch nicht einführen.

Gleiche Länge mit der aufrechten Anthere erreichen die in Rede stehenden Staminodien, deren Entwicklung Darwin hier verfolgte, bei *Malaxis paludosa* Sw., wo sie an den benachbarten Rändern verwachsen und eine ziemlich dünne, in der Mitte ausgerandete Platte darstellen; bei *Microstylis* Nutt. bilden sie zwei nur durch eine niedere Membran verbundene, weit von einander abstehende Zähne, nach welchen je ein Gefäßbündel verläuft. Bedeutende Ausbildung erreichen sie ferner bei *Platyclinis* Benth., wo zwischen denselben noch ein unpaarer, wohl dem Anhängsel *v* von *Cattleya* (Fig. 58) entsprechender Lappen erscheint. Es vermittelt dies den Uebergang zu *Thelymitra*, wo die kurze Säule von einem vielfach geschnittenen großen viellappigen Saum umgeben ist, der meistens rechts und links in einen mit einem pinselartigen Kopf endenden Fortsatz ausgeht. In diese Pinsel verlaufen Gefäßbündel, welche zu weit rückwärts sich hinabziehen, als daß man diese Gebilde für die bei *Diuris* entwickelten paarigen Staminodien des äußeren Kreises halten könnte. Auch hier sind in dem die beiden Pinsel hinter der Säule verbindenden Band und dem großen zwischen ihnen befindlichen unpaaren Lappen keine Gefäßbündel vorhanden, so daß derselbe nur als eine Emergenz gelten darf.

Als weitere Gattungen, bei welchen die Stelidien rechts und links von der Säulenspitze eine bedeutende GröÙe erreichen, nenne ich *Ceratostylis* Bl., *Rodriguezia* R. Pav., *Tæniophyllum* Bl., *Cheirostylis* Bl., *Prasophyllum* R. Br. und *Epiblema* R. Br., bei welcher letzteren Gattung sie fast petaloid werden.

Die so sehr in die Augen fallenden Antennen von *Catasetum* (Fig. 40 *at*) haben nicht den Werth von Staminodien — vielmehr sind sie gar nicht solid, sondern entstehen durch Zusammenrollung aus häutigen Fortfätzen des Säulenrandes. Sie enthalten keine Gefäßbündel, dagegen sind im oberen Theil der Säule rechts und links von dem in die Anthere eintretenden Strang zwei Bündel nachweisbar, die zu schwach entwickelten Säulenöhrchen führen.

Ziemlich zweifelhaft ist noch, ob bei den Ophrydeen sich wirkliche Staminodien vorfinden. Bei manchen Gattungen, z. B. *Satyrium*, sind zwar ziemlich große fleitliche Gebilde neben dem fruchtbaren Staubblatt vorhanden (Fig. 61 *E*) — meistens finden wir aber nur sehr kleine Öhrchen, in welche Gefäßbündel nicht eintreten. Wenn dies nun auch nicht allein den Ausschlag geben kann, so gewinnt doch die Deutung der Auriculæ von *Orchis* u. f. w. als bloÙe Emergenzen dadurch, daß Rob. Brown¹⁾ bei *Platanthera bifolia* abnorme Blüthen beschrieben hat, welche drei Staubbeutel besaßen und an dem mittleren die Öhrchen wie gewöhnlich ausgebildet hatten, während die fleitlichen wenigstens an der Innenseite ebenfalls ein solches besaßen. Nehmen wir dazu, daß ganz dasselbe Verhalten auch die Filamente bei der oben erwähnten *Arundina pentandra*²⁾ zeigen, so muß jedenfalls zugegeben werden, daß die Staubblätter von Orchideen, wie bei *Allium*, *Deutzia* u. f. w., bisweilen am Grunde stipulenartige Bildungen entwickeln, und es ist danach wahr-

¹⁾ a. a. O. S. 500.

²⁾ Xenia. Bd. II., t. 105, Fig. 7, 9.

scheinlich, daß bei unseren *Ophrydinae* überhaupt die Auriculae nur solche Anhängel des einzigen Staubblatts, nicht aber Rudimente des inneren Staminalkreises sind. Hinsichtlich der ausländischen Gattungen bleibt diese Frage weiter zu prüfen.

Daß neben der normalen Anthere auf der Säule noch zwei weitere sich finden, wie bei dem oben erwähnten *Oncidium sphegiferum*, ist übrigens als Monstrosität bei Vandeën und Epidendreen keine seltene Erscheinung. Allein, ohne das unpaare äußere Staubblatt, erscheinen dieselben normal bei *Apostasia* § *Adactylus*¹⁾.

Es bleibt weiter die Frage zu beantworten, ob das bei *Uropedilum* fruchtbare dritte Glied des inneren Staminalkreises vielleicht als Staminodium auf der Innenseite des Gynostemiums vorkommt. Reichenbach²⁾ hat als möglicherweise so zu deutende Gebilde hervorgehoben den bisweilen behaarten Fortsatz, welcher unter der Narbe mancher *Dichaea*-Arten sich findet, sowie einen ähnlichen tiefer stehenden Höcker bei *Kefersteinia* Rchb. f., *Epidendrum Ottonis* und einigen Species von *Maxillaria* — gelegentlich wurde ein solcher auch bei *Epipactis palustris* beobachtet. Wenn Darwin's³⁾ Angabe, daß aus der Säule bisweilen ein besonderes Gefäßbündel kommt, welches sich weiter abwärts dem mittleren Strang der Lippe anschließt, zweifellos wäre, so dürften wir wohl auf der Innenseite der Säule bisweilen ein Staminodium erwarten. Aber Gérard⁴⁾ konnte niemals einen solchen Fibrovasalstrang finden und habe ich meinerseits gerade in einem Fall, wo die Höckerbildung besonders stark entwickelt ist, bei *Kefersteinia graminea* Rchb. f. vergebens danach gesucht. Unter diesen Umständen erscheint es mir vorläufig angezeigt, in den genannten Fällen nur Emergenzen anzunehmen.

1) Eichler, Blüthendiagramme. S. 186.

2) Botan. Zeit. 1877, S. 40.

3) a. a. O. S. 298.

4) a. a. O. S. 245.

Als weitere Beispiele für das Erscheinen eines großen unpaaren Fortsatzes auf der Innenseite der Säule seien namentlich genannt *Dossinia marmorata* Morr.¹⁾, *Macodes Petola* Ldl.²⁾, *Cystopus Hasseltii* Bl.³⁾ und manche Arten von *Pterostylis*. Die Anhängfel werden hier ganz blattartig und vielfach tief zweitheilig. Ihre Bedeutung wird erst die Entwicklungsgeschichte aufklären.

Endlich könnten auch die paarigen Glieder des äußeren Staubblattkreises, welche bei *Arundina*, *Diuris* und vielleicht auch bei *Zygostates* u. f. w. als freie Blättchen neben der Säule erscheinen, auf derselben vorkommen. Beobachtet wurden zunächst drei vor den Sepalen stehende Antheren auf der dreikantigen Säule von *Dendrobium normale* Falc., welches aber wahrscheinlich eine Pelorie ist; auch bei einigen entschiedenen Monstrositäten hat man sie gefunden. Sehen wir aber von diesen Fällen ab, so erscheint mir das Vorkommen derselben Organe als Staminodien noch zweifelhaft.

Gérard giebt über den Gefäßbündelverlauf in den Blüten von *Dendrobium*, *Epidendrum*, *Elleanthus*, *Isochilus*, *Vanda*, *Oncidium*, *Zygopetalum* und *Cymbidium* an, daß die aus den Säulenöhrchen kommenden Bündel sich an diejenigen Fibrovasalstränge anschließen, welche aus den paarigen Sepalen kommen, und schließt daraus, daß diese Öhrchen Rudimente der vor diesen Perigonblättern stehenden Staubblätter, also der paarigen Glieder des äußeren Kreises seien. Die Angaben von Darwin widersprechen z. Th. denen von Gérard direct.

Ich halte es aber nicht für nöthig hier auf diese Differenzen näher einzugehen, weil ich dem Gefäßbündelverlauf keine entscheidende Bedeutung beilegen kann. Wenn durch das starke Wachsthum der fertilen Anthere die neben dieser stehenden

¹⁾ Blume, Flora Javae. t. 18.

²⁾ Ebenda. t. 31, 36.

³⁾ Ebenda. t. 30, 36.

Staminodien des inneren Kreises etwas nach der Lippe hin verschoben werden, so kann ihren Procambialsträngen leicht der Anschluß an die Bündel der Sepalen näher liegen als derjenige an die Stränge der Petalen. Meine Zweifel an der Wichtigkeit des Gefäßbündelverlaufs werden unterstützt einmal dadurch, daß an den S. 129 erwähnten abnormen Blüthen von *Oncidium sphegiferum* die überzähligen Antheren ihrer Stellung nach nur dem inneren Kreise angehören konnten, und zweitens durch Gérard's eigene Angaben. Während nämlich nach ihm bei *Vanda* die Säulenöhrchen ihre Bündel nach den Sepalen hinabfenden, gehen dieselben bei der nahe verwandten Gattung *Aerides* nach den Petalen. Das letztere geschieht auch bei *Calanthe* — bei dem dieser sehr nahe stehenden *Phajus* dagegen theilt sich der aus dem Staminodium kommende Strang nach abwärts und schließt je einen Gabelzweig an ein Sepal- und ein Petalbündel an. Ebenso verhält sich *Brassia*, während bei *Oncidium* nach Gérard das ganze Staminodialbündel zu den Sepalen geht. Es verhalten sich also ganz heterogene Gattungen gleich, ganz nahe verwandte verschieden.

Ganz unzulässig ist Gérard's Deutung, daß bei *Phajus* und *Brassia* eine Verschmelzung der beiden paarigen Staminodien jeder Seite stattfindet, zu welchem Gedanken er dadurch kommt, daß er den Gefäßbündelverlauf aufwärts verfolgt und so statt der Gabelung eine Verschmelzung der Bündel findet. Van Tieghem beschreibt bei *Alströmeria* ausführlich, daß auch hier jeder aus einem Staubblatt kommende Bündel sich abwärts gabelt — sollen wir darum die Staubgefäße dieser Amaryllidee für aus zwei Phyllomen zusammengesetzte Bildungen halten?

Alles in Allem ist mir das Vorkommen der äußeren paarigen Staubblätter als Säulenöhrchen unwahrscheinlich. Jedoch bedürfen noch diejenigen Fälle einer eingehenden Untersuchung, wo außer den am Ende der Säule vorhandenen Öhrchen ähn-

liche Bildungen in halber Höhe oder am Grunde der Säule vorkommen. Als Beispiele seien genannt *Drakæa*, *Grobya* Ldl., *Chrysoglossum* Bl. Entweder handelt es sich hier wirklich um die paarigen Staminodien des äußeren Kreifes oder um bloße Wucherungen des Säulenrandes analog den bei *Stanhopea* unterhalb der Oehrchen vorkommenden häutigen Flügel. Nur das Studium der Entwicklungsgeschichte kann hier Klarheit schaffen. Die bei *Vanda tricolor* vor den paarigen Sepalen am Säulengrunde vorkommenden Höcker (Fig. 23) enthalten keine Gefäßbündel und sind also wohl nur Emergenzen.

Bei der Beurtheilung aller der mannigfaltigen Höcker auf Säule und Lippe ist übrigens ein Gesichtspunkt zu beachten, der vielleicht sehr allgemeine Anwendung finden wird. Wir haben bei *Stanhopea* gesehen, daß in den jüngeren Knospen das Mesidium des Labellums gewissermaßen einen Hohlraum ausfüllt, der unter der übergeneigten Anthere sich ergiebt, und daß diese letztere sehr genau in die Vertiefung der Lippe oberhalb des Mesidiums paßt. So werden sehr allgemein wohl Labellum und Gynostemium sich nach einander modelliren und an beiden mag mancher Auswuchs dadurch entstehen, daß in der Knospe gerade freie Räume vorhanden sind, an welchen kein Gegendruck des anderen wachsenden Organs die Vergrößerung hemmt. So können Wucherungen zu Stande kommen, welche für den Bestäubungsmodus keinen besonderen Werth haben oder erst allmählich durch Zuchtwahl in dieser Hinsicht Bedeutung gewinnen.

Es blieben jetzt noch die drei Carpellspitzen zu besprechen, welche nur bei den *Apostasiinae* und *Cypripedilinae* sämmtlich empfängnißfähig sind, während sonst die unpaare zum Rostellum wird, oder auch, wie bei *Cephalanthera*, sich überhaupt äußerst schwach entwickelt. Noch bei *Cattleya* ist die Zugehörigkeit der Unterseite des Rostellums zu den paarigen Narbenflächen durch besondere Dreitheilung der ganzen stigmatischen Fläche ange-

deutet (Fig. 58), meistens hat aber das Rostellum ganz seine ursprüngliche Bedeutung verloren und dient nur als Hilfsmittel für die Entfernung der Pollinien. Ohne auf die Anpassung der Blüten an der Befruchtung durch die Insecten einzugehen, können hier die Variationen der Gestalt kaum dargestellt werden und ist dies ja auch vielfach in den Werken geschehen, welche speciell die Wechselbeziehungen von Blüten und Insecten zum Gegenstand haben. Ich will mich hier auf einige rein morphologische Bemerkungen beschränken.

Das Rostellum paßt sich in seinem Umriß bei den *Deciduae* und *Neottiinae* sehr der Gestalt der Anthere an — ist diese langgeschnäbelt (*Zygostates*, *Ornithocephalus*, *Phalaenopsis*), so ist auch das Rostellum schmal und lang entwickelt, dagegen meist breit bei kurzem Staubbeutel; breit und dreilappig bei schmaler Anthere ist es bei *Cælogyne* (Fig. 57). Bisweilen wird es förmlich petaloid — so finden wir es besonders groß bei *Diplomeris* Don., *Cystorchis* Bl., *Baskervillea* Ldl., *Habenaria* W. § *Bonatea*, *Disa* L. Bei den *Deciduae* und *Neottiinae* hängt es mit der Anthere höchstens durch die Klebmasse zusammen, bei den *Ophrydinae* ist es oft wirklich der Vorderseite des fruchtbaren Staubblatts etwas angewachsen. Bei den letzteren entwickelt es ferner rechts und links oder in der Mediane besondere Falten oder Fortsätze, welche die unteren Enden der Pollinien umhüllen, und läßt sich dabei eine Reihe von Uebergängen herstellen zwischen der Bursicula von *Orchis* (Fig. 60), den großen Falten, welche die divergirenden Pollinienstiele von *Disa grandiflora* bergen und endlich den noch weit stärker entwickelten Fortsätzen gleicher Art bei *Pterygodium* (Fig. 45 B m), welche dann in der nahe verwandten Gattung *Disperis* als lockenartig gerollte schmale Bänder erscheinen. Wenn die Pollinien der *Deciduae* und *Neottiinae* entfernt sind, behält das Rostellum theils seinen Umriß unverändert bei, wenn nämlich Klebmasse und Stiel der Pollinien nur aus einer oberflächlichen Schicht des ersteren stammen, theils entsteht durch die Fort-

nahme der Klebmasse eine Einbuchtung an der Spitze, wie das namentlich bei den *Neottiinae* oft vorkommt. Die Art und Weise, in welcher bei *Catasetum* sich Stiel und Drüse ablösen, ist in Fig. 40 B dargestellt — die letztere ist hier besonders stark entwickelt. Bei *Dichæa diandra* Richb. f. ist die Spitze des Rostellums in eine Anthere verwandelt, so daß zwei Staubbeutel median hinter einander stehen¹⁾).

Die Narben endlich erscheinen in drei Formen. Entweder bilden sie zusammen eine spiegelnde Fläche auf der Vorderseite, seltener dem Ende der Säule (*Telipogon* Fig. 46), oder es treten zwei getrennte solche Flächen rechts und links vom Rostellum auf (*Vrydagzynea* Bl., *Myrmechis* Bl.) oder endlich die Narben strecken sich auf förmlichen freien Griffeln weit seitlich vor und tragen nur am Ende schmale klebrige Flächen. Das letztere ist in ausgezeichneter Weise der Fall bei *Habenaria* und giebt Fig. 53 C eine Darstellung dieses Verhaltens.

Eine recht genaue Untersuchung verdiente noch in Bezug auf ihr Gynostemium, wo frische Blüthen derselben zu erhalten sind, die Gruppe der *Corycieae*, die Gattungen *Pterygodium* Sw., *Disperis* Sw., *Corycium* Sw. und *Ceratandra* Eckl. An den trockenen Blüthen habe ich mich jedenfalls überzeugt, daß Manches anders ist, als es die Beschreibungen annehmen, doch können diese Verhältnisse nur mit Hülfe zahlreicher Abbildungen klar gelegt werden.

Es blieben dann noch zu besprechen die auf der Säule eingefügten Perigonblätter. Sepalen und paarige Petalen sind nur selten auf dem Gynostemium inserirt (*Gongora*, *Ponthieva*, Fig. 63, 64), sehr häufig wird dagegen die Lippenfläche erst an der Vorderfläche der Säule frei. Es sind dabei verschiedene Fälle zu unterscheiden, deren häufigster bei *Epidendrum* sich findet.

Bei *Epidendrum floribundum* H. K. z. B. zeigt die farbige

¹⁾ Reichenbach, Botan. Zeit. 1877, S. 41.

Blüte oberhalb des Ansatzes der Sepalen und paarigen Petalen zunächst einen centimeterlangen dünnen grünen Stiel, der nach oben weißlich wird, sich trichterförmig etwas weiter öffnet und von dem dann hier einerseits die Lippenfläche abgeht, während auf dem gegenüberliegenden Rand die Anthere ansitzt. Im Innern des Stiels sind wie im Fruchtknoten und in der Säule von *E. ciliare* (Fig. 41) zwei Höhlungen vorhanden, der Narbenkanal und ein Kronaxensporn, dessen Vorderseite von dem Labellum, dessen Rückseite von der Axe gebildet wird, und der sich als reiner Axensporn noch ein Stück in den unterständigen Fruchtknoten fortsetzt. Die Unterfuchung etwa 2 cm langer, noch ganz rundlicher Knospen zeigt die Lippenanlage nach der Säule hin so weit sich hinüberziehend, daß ihr Rand mit über dem sich später stark streckenden Stück der Blütenaxe liegt und in Folge dessen mit emporgehoben wird, während zwischen Labellum und Anthere bereits eine Vertiefung vorhanden ist. Die Bildung des oben erwähnten grünen Stiels ist eine ganz späte, erst kurz vor dem Aufblühen eintretende Erscheinung, welche selbst äußerlich an den Knospen dadurch hervortritt, daß dieselben aus ihrer rundlichen Form in eine cylindrische mit knopfförmigem Endstück übergeht. Der dünne Cylinder enthält den Stiel und die sich mitstreckenden Basaltheile der Perigonblätter; Staubblatt und Lippenfläche bleiben in dem hervorgehobenen knopfartigen Endstück. Bei manchen *Epidendrum*-Arten kann man noch an der fertigen Blüte die Grenze zwischen Säule und der intercalär mitverlängerten Lippe deutlich erkennen, z. B. sehr gut bei *E. equitans* Ldl. Auch bei *Vanilla* ist das Labellum mit feinen Seitenrändern der Säule angewachsen, doch bleibt hier zwischen beiden ein ziemlich weiter Hohlraum.

Sonst kommt Anwachsung des Labellums an das Gynostemium vor namentlich bei einigen Gattungen der *Oncidiinae* (*Aspasia* Ldl., *Mesospinidium* Rchb. f.), in geringem Grade bei *Trichopilia* Ldl. und einigen Arten von *Odontoglossum*, außerdem

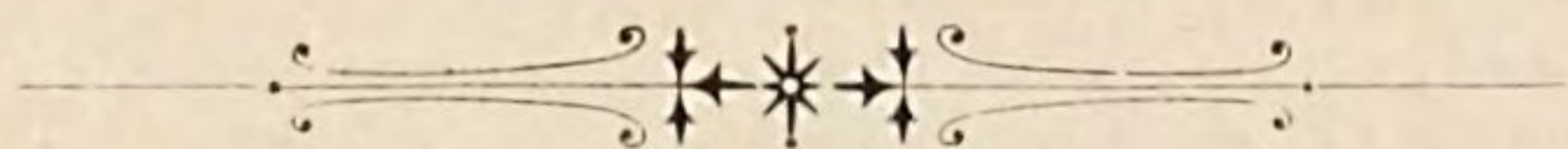
in der kleinen eben erwähnten Gruppe der *Coryciade*. Bei *Trichopilia* ist kein Kronaxensporn in der Säule vorhanden, bei *Mesospinidium* scheinen auf den ersten Blick zwei parallel laufende vorzuliegen. Genaue Prüfung zeigt aber bei *M. vulcanicum* Rchb. f., daß die anscheinend bis zum Grunde der Säule an dieser herablaufenden Seitenränder des Labellums überhaupt nicht mit dem Gynostemium verbunden sind — vielmehr beschränkt sich die Anwachsung der Lippe auf einen schmalen Medianstreifen, und die anscheinenden Kronaxensporne entstehen, indem sich die Ränder des Labellums der Säule fest anlegen.

Endlich bei *Ponthieva* (Fig. 63) ist wohl eine bloße Emporhebung des Labellums durch Streckung eines unter ihrem Ansatzpunkte liegenden Säulenstücks anzunehmen.

Wir hätten damit eine kurze Darstellung der Orchideenblüthe beendet. Es ist auf diesem Gebiet noch außerordentlich viel zu untersuchen und namentlich in Bezug auf die Entwicklungsgeschichte noch eine Menge von Fragen zu lösen. Auf den Dimorphismus der Blüthe möchte ich nicht eingehen, weil ich den früher in dieser Hinsicht gemachten Angaben¹⁾ nichts Wesentliches hinzuzusetzen hätte. Die Folgerungen, welche sich aus meinen morphologischen Studien für die Gesamtanordnung der Orchideen ziehen lassen, sollen an anderer Stelle dargelegt werden.

Es erübrigt mir noch, Herrn Professor Dr. Suringar in Leyden, der mir noch während des Drucks dieser Abhandlung werthvolles Material freundlichst zusandte, verbindlichst zu danken.

¹⁾ Pfitzer, Morphologie der Orchideen. S. 26, 53, 77.



U e b e r
die
Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen.

Von
Dr. F. Blochmann.

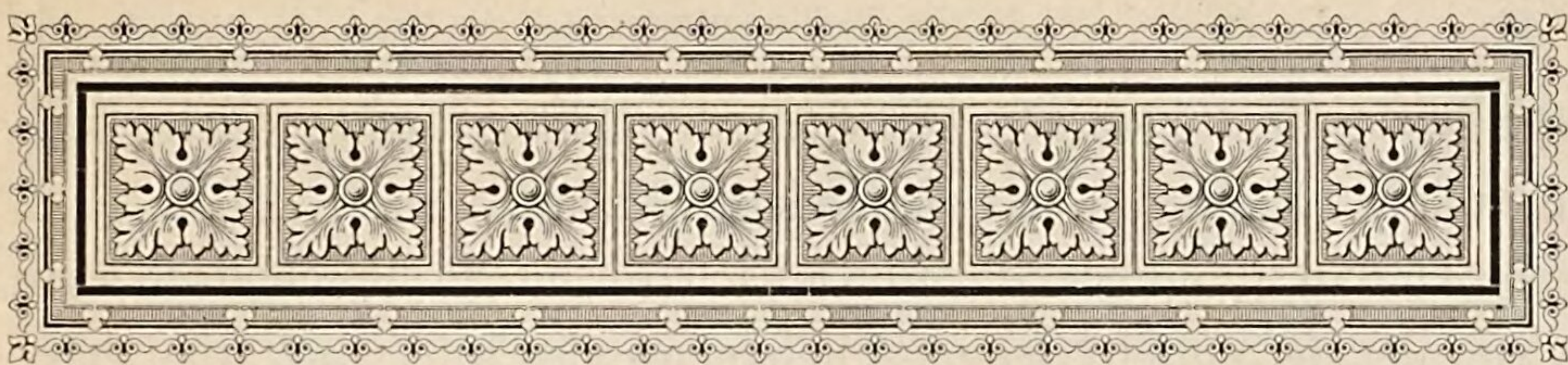
(Mit einer Doppeltafel.)



Abbildung der bei den Arbeiten und Verfahren

1. 2. 3. 4. 5. 6. 7. 8. 9. 10.

Handwritten signature or mark



Im Nachstehenden lege ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen über die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen, die ich bereits in einer vorläufigen Mittheilung¹⁾ veröffentlicht hatte, in etwas ausführlicherer Darstellung und mit Abbildungen der wichtigsten Präparate vor. Da seither meine Zeit durch andere Arbeiten vollständig in Anspruch genommen war, so konnte ich die Untersuchungen leider nicht zu dem Grade der Vollendung führen, der durch die bis jetzt ziemlich isolirt stehenden und, wie ich glaube, wichtigen Ergebnisse wünschenswerth wäre.

Ein weiterer Umstand, der sich dabei hindernd in den Weg stellte, war die z. Th. schwierige Beschaffung des Materials, da gerade die zur Untersuchung tauglichsten Weibchen von *Camponotus ligniperda* Latr. und *Formica fusca* L. in vollständig geschlechtsreifem Zustande nicht gerade leicht zu erhalten sind. Ferner sind auch, wie bekannt, die technischen Schwierigkeiten der Untersuchung ziemlich große. Ich möchte darum auch diesen Aufsatz nur als eine etwas ausführlichere vorläufige Mittheilung betrachtet wissen und werde deshalb von der Literatur haupt-

¹⁾ Verhandlungen des Naturhist.-Med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. III., Heft 3, p. 243—246, 1884.

sächlich nur diejenigen Arbeiten berücksichtigen, welche unmittelbar Bezug auf das behandelte Thema haben.

Die in jüngster Zeit so vielfach discutirte Frage nach dem Ursprung der verschiedenen Zellelemente der Insectenovarien habe ich bis jetzt bei meinen Objecten nicht genauer verfolgt; was ich jedoch gesehen habe, spricht gegen die Angaben von Will¹⁾, läßt sich dagegen wohl mit den Resultaten von Korschelt¹⁾ und Wielowiejski¹⁾ vereinigen.

Ich beginne die Darstellung meiner Resultate mit denjenigen Entwicklungsstadien der Eier von *Camponotus ligniperda* Latr.²⁾, wo dieselben schon deutlich als Eizellen von den Nähr- und Epithelzellen zu unterscheiden sind. Auf dieser Entwicklungsstufe sind die Eier kleine Zellen von 15—20 μ Durchmesser, die regelmäßig, in kleinen Abständen, hintereinander in der Mitte der Eiröhre liegen und sich vor den sie umlagernden Zellen durch die Größe ihres Kernes und die dunkle Färbung ihres Plasmas auszeichnen, wie dies auch bereits von andern Insecten bekannt ist. Das Plasma erscheint ganz dicht und feinkörnig wie in den etwas älteren in Fig. 1 und 2 dargestellten Entwicklungsstadien und färbt sich mit Carmin viel intensiver wie das der anderen Zellen. Der Kern ist sehr groß, bläschenförmig, mit deutlicher Membran und spärlichem Chromatingerüst, das besonders in der Mitte dichter ist, ohne hier jedoch einen eigentlichen, scharfbegrenzten Nucleolus zu umschließen. Von dieser centralen Verdichtung strahlen nach der Peripherie wenige, meist ziemlich blaß erscheinende Fädchen aus. Bei etwas älteren Eiern beginnt nun an der Oberfläche des Kernes ein Knospungsproceß, der schließlich zur Entstehung einer großen Anzahl kleiner Kerne führt (Fig. 1, 2 und ff.). Man bemerkt als erste An-

¹⁾ s. die weiter unten citirten Arbeiten.

²⁾ Bei *Formica fusca* L. und anderen von mir untersuchten Ameisen, ebenso bei *Vespa vulgaris* L. sind die Vorgänge ganz entsprechend und werden einige unbedeutende Abweichungen am betr. Platz erwähnt werden.

deutung dieses Processes kleine, helle, rundliche Gebilde, die dicht an der Oberfläche des Kernes anliegen, und die ich in meiner vorläufigen Mittheilung als «knötchenförmige Verdichtungen» bezeichnet hatte. Ich neige jetzt zu der Ansicht, daß es von vornherein kleine Vacuolen sind, da die Kernmembran sich meist etwas färbt und stets sehr scharf erscheint, während ich an diesen kleinen Gebilden bei ihrem ersten Auftreten keine derartige Membran unterscheiden konnte. Bald tritt in diesen Vacuolen ein kleines mit Pikrocarmin sich färbendes Körnchen auf (Fig. 1, 2 *k*). Diese Vacuolen oder, wie ich sie jetzt nach dem Auftreten des Chromatinkörnchens nennen will, Nebenkerne, nehmen allmählich an Größe zu, wobei sie dann eine sehr deutliche Membran an ihrer Oberfläche erkennen lassen, zugleich nimmt der Inhalt an festen, färbbaren Substanzen zu. Diese treten theils als kleine, rundliche Nucleolen, oder als feine, wenig sich färbende Fädchen auf.

Da nach und nach immer mehr solche Nebenkerne entstehen, finden wir bei etwas weiter in der Entwicklung fortgeschrittenen Eiern in der Region der Eiröhre, wo bereits Eifächer und Nährzellenfächer deutlich abgegrenzt sind, die Oberfläche des Eikernes von einer ganzen Schicht solcher Nebenkerne von verschiedener Größe bedeckt, die sich gegenseitig berühren. So bleiben die Verhältnisse auch in noch etwas älteren Eiern (Fig. 3). Bei der Betrachtung dieser, sowohl im frischen wie auch im conservirten Zustand, fällt sofort, schon bei schwachen Vergrößerungen, eine sehr eigenthümliche Structur ins Auge. Das ganze Plasma zeigt nicht mehr die frühere körnige, sondern eine ziemlich regelmäßige, faferige Structur. Am besten läßt sich dieselbe mit dem Aussehen eines mehrfach verschlungenen Fadenbündels vergleichen. Der optische oder wirkliche Längsschnitt durch ein solches Ei zeigt (wie in Fig. 3) an einzelnen Stellen das Fadenbündel im Längsschnitt, an anderen im Querschnitt, wo dann natürlich die einzelnen Fäden als

Punkte erscheinen müssen. Wie schon in meiner vorläufigen Mittheilung bemerkt, wird dieses eigenthümliche Aussehen durch kleine, stäbchenförmige Gebilde hervorgebracht, die in der angegebenen Weise regelmäßig angeordnet das ganze Ei erfüllen. Bei keiner der anderen von mir untersuchten Hymenopterenarten fand sich diese eigenthümliche Structur ebenso wie bei *Camponotus*. Bei *Formica fusca* L. kommen auch Stäbchen vor, doch sind sie viel kleiner und nicht in Zügen angeordnet; bei allen anderen Ameisenarten habe ich vergeblich nach solchen gesucht. Auf die Herkunft und das Schickfal dieser Stäbchen wird weiter unten näher eingegangen werden, während zunächst die weiteren, an den Kernen auftretenden Veränderungen betrachtet werden sollen.

In demselben Maße, wie die Zahl und das Volum der Nebenkern zunimmt, nimmt der Umfang des Hauptkernes ab (Fig. 4—6). Auf diesen Entwicklungsstadien ist der Hauptkern *K* meist leicht von den Nebenkernen *k* zu unterscheiden, obwohl die letzteren den Umfang des ersteren erreichen, oder sogar übertreffen (Fig. 6). Er ist immer in seiner ganzen Masse intensiv roth gefärbt, wobei der Inhalt zum Theil sehr fein netzig oder fast homogen erscheint, während die Nebenkern einen ungefärbten Inhalt besitzen, abgesehen von den Nucleolen und den Fädchen von färbbarer Substanz.

In den größeren Nebenkernen sieht man öfter, wie mehrere Nucleolen aufs deutlichste durch feine Fädchen verbunden sind, so daß man an Theilungen derselben denken könnte (Fig. 5 *a* und *b*)¹⁾.

¹⁾ Ich will hier bemerken, daß ich diese feinsten Structurverhältnisse so schildere, wie sie in den Präparaten sich finden und dabei mir wohl bewußt bin, daß manches vielleicht durch die Behandlung der Objecte etwas verändert sein mag. Zur Untersuchung dienten hauptsächlich mit Pikrinschwefelsäure oder Sublimat conservirte Ovarien, die in Paraffin geschnitten und auf dem Objectträger mit verschiedenen Tinctionsmitteln, besonders Pikrocarmin und Boraxcarmin gefärbt werden. Manches habe ich am frischen Material controllirt, ohne bis jetzt jedoch einen wesentlichen Unterschied zu finden. Außerdem scheint diesen feinsten Verhältnissen vorderhand noch kein weiteres Interesse zuzukommen.

Während sich diese Vorgänge am Eikern abspielten, sind auch die Nährzellen bedeutend herangewachsen und ihre sehr großen Kerne besitzen eine eigenthümlich geschichtet erscheinende, ziemlich dicke Membran, die sich nicht besonders stark färbt (Fig. 4, 5). Der Inhalt ist intensiv roth gefärbt und zeigt ein ziemlich grobmäschiges Netzwerk, in welchem große, meist unregelmäßig gestaltete Nucleolen eingelagert sind. Ihr Protoplasma zeigt nichts Besonderes. Die Zellgrenzen sind überall sehr scharf, öfter trifft man zwischen ihnen noch sehr kleine Zellen eingelagert, besonders an der Oberfläche des Nährfaches, die wohl den Zellen des Follikelepithels der Eifächer entsprechen. Von dem oberen Eipol dringt ein kurzer Fortsatz zwischen die unteren Nährzellen ein, der noch bei ziemlich weit vorgerückten Eiern sich findet.

In Eiern, die so alt sind, wie das in Fig. 6 dargestellte und in noch etwas älteren beginnen nun die Nebenerne von dem Hauptkern fortzuwandern und sich über die ganze Oberfläche des Eies auszubreiten, wo sie noch ziemlich lange durch Färbung leicht nachzuweisen sind (Fig. 7—10 k). Der Hauptkern dagegen behält stets seine Lage am vorderen Eipole bei. Es ist leicht möglich, daß dabei noch eine weitere Vermehrung der Nebenerne stattfindet, denn es scheint mir, als ob ihre Zahl bei den fast reifen Eiern, die, von unten gerechnet, an zweiter und dritter Stelle in der Eiröhre liegen, eine größere sei als bei denjenigen, wo sie noch alle um den Hauptkern gruppiert sind. Genaue Zählungen habe ich bis jetzt jedoch noch nicht vorgenommen und irgend welche Zustände, die man auf Theilungen beziehen könnte, habe ich auch noch nicht gesehen.

Ungefähr zu derselben Zeit, wo die Nebenerne ihre Wanderung beginnen, nimmt auch ein anderer wichtiger Proceß in dem Ei seinen Anfang, nämlich die Dotterbildung. Ich habe auf das Studium dieses Vorganges große Sorgfalt verwandt, da in dieser Frage ja noch viel Unsicherheit herrscht und da

gerade in neuester Zeit Will¹⁾ die schon öfter ausgesprochene Ansicht, daß der Dotter des Eies aus dem Epithel in Gestalt feinsten Körnchen direct in das Ei aufgenommen werde, durch seine Beobachtung an Insecteneiern zu stützen suchte und diese Art der Entstehung des Dotters unter anderem auch als einen Grund gegen die Zellnatur des Eies anführte. Die Untersuchung der Dotterentstehung wird wesentlich erleichtert durch die von Maurice und Schulgin²⁾ vorgeschlagene Methode der Doppelfärbung, wobei die Präparate zuerst in der gewöhnlichen Weise zur Erzielung von Kernfärbung mit Borax- oder Pikrocarmin gefärbt und darauf mit einer schwachen Lösung von Bleu de Lyon behandelt werden. Man erzielt dadurch eine sehr scharfe Blaufärbung auch der kleinsten Dotterkörnchen, während das sie umgebende Plasma einen starken Rosaton, manchmal mit einem Stich ins Violette zeigt³⁾. Leider gelingen die Präparate nicht mit vollständiger Sicherheit, indem sich manchmal, selbst bei lang andauernder Einwirkung, keine ordentliche Blaufärbung erzielen läßt. Ich habe den Grund dafür noch nicht herausfinden können; jedenfalls sind gelungene Präparate sehr instructiv. Die Figuren 7—10 sind genaue Darstellungen solcher Präparate; und zwar beziehen sich dieselben auf *Formica fusca* L., bei welcher ich die Dotterbildung am genauesten verfolgt habe. Bei *Camponotus ligniperda* Latr. und *Vespa vulgaris* L. haben sich ganz analoge Verhältnisse ergeben. Die Figuren stellen Randpartien von verschiedenen alten Eiern dar, und zwar ist das in Fig. 7 abgebildete das jüngste. Zunächst fällt sofort auf, daß alle

¹⁾ Will, L., Bildungsgeschichte und morphologischer Werth der Eier von *Nepa cinerea* L. und *Notonecta glauca* L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI., 1884, pag. 311—364.

²⁾ Maurice, Ch. und Schulgin, Embryogénie de l'*Amarœcium proliferum*. Ann. d. sc. nat. Zool. 6 sér., t. XVII., 1884, pag. 6.

³⁾ Einen ähnlichen Effect kann man dadurch erzielen, daß man die gefärbten Schnitte mit Terpentinöl, in dem etwas Pikrinsäure aufgelöst ist, aufhellt, wodurch die Dottermasse gelb gefärbt wird. Ich habe auf diese Weise bei *Vespa* sehr schöne Präparate erhalten, jedoch sind die mit Bleu de Lyon vorzuziehen, weil die Färbungsunterschiede viel auffallender sind.

Epithelzellen vollständig frei von jeder Spur einer Blaufärbung sind, daß also von vorneherein schon die Möglichkeit, daß in ihnen Körnchen von der gleichen Zusammensetzung wie die Dotterkörnchen des Eies sich finden, ausgeschlossen ist. Im Ei selbst sieht man, wenn die Dotterbildung beginnt (Fig. 7), an den Seiten nahe der Oberfläche eine schmale Zone von Dotterbläschen, wie man diese Gebilde wohl am richtigsten bezeichnen kann. Diese sind äußerst kleine Vacuolen, die in der oberflächlichen, körnig erscheinenden Protoplasmaschicht des Eies liegen und zwar die kleinsten immer der Oberfläche am nächsten. In diesen Bläschen bemerkt man dann zuweilen nur ein einzelnes, intensiv blaugefärbtes Körnchen, wie dies in Fig. 7 *DI* dargestellt ist, meist jedoch mehrere der Wand des Bläschens angelagerte Körnchen (Fig. 8 *DI*)¹⁾. In etwas größeren Dotterbläschen, die weiter nach innen sich finden, wird der Hohlraum von wenigen gefärbten Fädchen durchzogen, bei noch älteren wird dieses Netz immer dichter, so daß schließlich in den ansehnlichen Dotterbläschen der reifen Eier meist nur noch eine ganz feine Granulierung, als letzte Andeutung dieser Structur, übrig geblieben ist (Fig. 8—10 *D*).

Wie bemerkt, entstehen die ersten Dottertröpfchen an der seitlichen Oberfläche des Eies längs der ganzen Ausdehnung derselben. Sie sind, anfangs ziemlich weit von einander getrennt, in die oberflächliche Plasmachicht des Eies — in der jetzt die Stäbchen verschwunden sind — eingelagert. In demselben Maße, wie die Dotterbläschen an Zahl und GröÙe zunehmen, rücken sie näher zusammen, so daß schließlich nur noch spärliche

¹⁾ Das zuletzt erwähnte Verhalten muß ich vorderhand als das normale betrachten, da auch die älteren Dotterbläschen eine schöne Netzstructur des färbbaren Inhaltes aufweisen, was sich ebenso bei der Untersuchung in frischem Zustand zeigt. Wenn das härtende Reagens zu langsam eindringt, so geht die Netzstructur in den Dotterbläschen verloren und der färbbare Inhalt ballt sich unregelmäßig zusammen, indem er sich von der Wand des Bläschens zurückzieht, so daß dann unregelmäßige, blau gefärbte Klumpen in das sonst farblose Bläschen eingelagert sind. Bei gut gehärteten Eiern füllt der, besonders in jüngeren Bläschen, immer deutlich netzartig angeordnete, blaugefärbte, festere Theil stets den ganzen Hohlraum aus.

Plasmarefte zwischen ihnen erhalten bleiben. Sie dringen allmählich bis in die Mitte des Eies vor und erreichen vorwiegend in der hinteren, dem vegetativen Pol zugekehrten Hälfte desselben die bedeutendste GröÙe. Zwischen den Dotterbläschen trifft man in den äußeren Eifchichten noch die Nebenerne (Fig. 7—10 *k*). Außerdem fallen hier noch ganz helle Vacuolen auf, die allerdings meist nicht in großer Zahl vorhanden sind und die sich z. Th. vielleicht dadurch erklären lassen, daß der gefärbte Inhalt der Dotterbläschen bei der Präparation des Schnitts herausfiel; bei anderen, kleineren, kann man sich jedoch mit Sicherheit davon überzeugen, daß sie nie ringsum geschlossen sind, und weiß ich vorderhand nichts über ihre Bedeutung zu sagen.

Während der Reifung der Eier gehen auch am Epithel des Eifachs gewisse Veränderungen vor sich, die etwas genauere Betrachtung verdienen. Das Epithel ganz junger Fächer besteht aus untereinander gleichen, cylindrischen Zellen, die häufig etwas gegeneinander verschoben sind, so daß an manchen Stellen eine Mehrschichtigkeit angedeutet scheint. Man findet in dieser Region die Kerne der Epithelzellen nicht gerade selten zu einer Kernspindel umgewandelt, was also auf eine Vermehrung der Epithelzellen schließen läßt. Das Epithel der Eifächer aus der mittleren Region der Eiröhre bietet, von der Fläche betrachtet, einen eigenthümlichen Anblick: Von einem ziemlich intensiv roth gefärbten Netz umschlossen erscheinen einzelne Zellen mit hellem Plasma und deutlichem Kern (Fig. 24, 25, 26). Die genauere Untersuchung ergibt nun, daß diese Structur dadurch zu Stande kommt, daß eine große Anzahl von Epithelzellen degenerirt. Dabei verlieren sie zunächst ihre regelmäßig polygonale Gestalt (Fig. 24, *ep*₂); ihre Grenzflächen werden von den anderen nicht veränderten Zellen nach innen eingebuchtet, das Plasma erscheint dichter und färbt sich mit Carmin sehr intensiv, der Kern verliert die regelmäßige Bläschengestalt, die er in den un-

veränderten Zellen (Fig. 24, 25 *ep*,) besitzt; er erscheint jetzt als ein homogenes, unregelmäßiges, noch stärker als das Zellplasma gefärbtes Körperchen. Wenn der Proceß noch weiter fortschreitet, so sind die Grenzen der degenerirenden Zellen gegen einander nicht mehr festzustellen; auch ihre Kerne sind schwer zu unterscheiden; ihr Volum wird immer mehr reducirt, so daß schließlich zwischen den nicht degenerirenden Zellen nur ein feines, dunkelgefärbtes Netz übrig bleibt, welches an den reifen Eier einschließenden Fächern vollständig verschwunden ist (Fig. 27), so daß sich hier wieder ein ganz regelmäßiges, aus untereinander gleichen, polygonalen Zellen bestehendes Epithel findet. Die Zellen sind jetzt jedoch nicht mehr cylindrisch, sondern in hohem Maße abgeplattet (Fig. 11 und 30), was durch die Ausdehnung bedingt wird, die das Epithel durch die bedeutende Volumvergrößerung des Eies erfährt. Die Durchschnitte durch das Epithel des Eifaches in Fig. 4, 6—11 und 28—30 zeigen diese Veränderungen ebenfalls.

Während der letzteren Periode der Eireifung treten auch die Eihüllen auf. Bei dem in Fig. 9 abgebildeten Ei ist es noch nicht sicher, ob ein Chorion vorhanden ist oder nicht, dagegen ist ein solches deutlich in Fig. 10 *Ch* und in dem ganz reifen Ei (dem untersten der Eiröhre); in Fig. 11 und 30 ist außer dem Chorion noch die Dotterhaut nachweisbar (*Dh*). Beide Häute, besonders jedoch das Chorion, färben sich bei Behandlung mit Bleu de Lyon intensiv blau. Am oberen, animalen Pol des Eies liegt der nicht genauer untersuchte Mikropylenapparat (Fig. 12, 14). Bei Schnitten durch kurze Zeit abgelegte Eier findet man hier die Eihäute stets eingerissen (Fig. 14 *Mp*).

Während der Reifung des Eies haben die Nährzellen die bekannten Veränderungen durchgemacht; sie nehmen an Volum zu bis etwa zu der Zeit, wo die Dotterbildung in den Eiern beginnt; dann werden ihre Grenzen undeutlich, ihre Plasmakörper verschmelzen mit einander, die Kerne nehmen allmählich eine

unregelmäßige Gestalt an, wobei gleichzeitig ihre Structur verloren geht, so daß schließlich nur noch eine Anzahl unregelmäßiger, intensiv gefärbter Klumpen mit ganz spärlichen Plasma-resten in dem an Volum bedeutend reducirten Nährzellenfach übrig bleibt.

Es muß also jedenfalls angenommen werden, daß die Nährzellen zur Ernährung des Eies aufgebraucht werden, wenn andererseits auch die Dotterabscheidung hauptsächlich den Epithelzellen des Eifaches zukommen mag, wofür zunächst schon das erste Auftreten der Dotterbläschen an den Seiten des Eies spricht, während man am vorderen, den Nährzellen anliegenden Ende keine Dotterbläschen findet. Das jedoch haben meine Untersuchungen mit Sicherheit gezeigt, daß die Epithelzellen bei den von mir untersuchten Thieren an das Ei nur auf dem Wege der Diffusion Stoffe abgeben können, welche dann im Ei plasma selbst zur Dotterbildung verwandt werden, daß sie sich also niemals in der directen Weise an der Dotterbildung betheiligen, wie dies von Will¹⁾ angegeben wurde.

Ich muß in dieser Beziehung vollständig der von Wielowiejski²⁾ ausgesprochenen Ansicht zustimmen, daß Bilder, wie sie Will in seinen Fig. 28 und 29 dargestellt hat, nur von mangelhaft conservirten Präparaten herrühren können. Dafür scheint mir vor allem auch die angebliche Auflösung des Kernes zu sprechen, denn wie ich weiter unten zeigen werde, sind die Veränderungen des Kernes im reifen Ei ganz anderer Art.

Ich habe stets, wie dies auch Wielowiejski bei anderen Objecten beobachtet hat, bei Ameisen, Wespen und auch bei einer Anzahl anderer gelegentlich daraufhin untersuchten Insecten die Grenze des Epithels gegen das Ei vollständig scharf gefunden, so daß von einem Zerfall derselben und Uebergang der Zerfallsproducte in das Ei keine Rede sein kann. Ja, bei *Vespa vulgaris*

¹⁾ Will, L., Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI., 1884, pag. 311—364.

²⁾ Zool. Anz. 1885, pag. 375.

ist sogar das Chorion schon nachweisbar zu einer Zeit, wo das Ei noch verhältnißmäßig wenig Dotter enthält, so daß die von dem Epithel producirten Dottersubstanzen sicher nur in flüssiger Form durch Diffusion in das Ei gelangen können.

Will hat in seiner neuesten Arbeit¹⁾ übrigens selbst die Unrichtigkeit seiner Beobachtungen, was den Dotterbildungsproceß anlangt, eingesehen und führt dieselben jetzt auf einen Degenerationsvorgang zurück. Die natürliche Folge davon ist, daß er auch die mit so viel Sicherheit vorgetragene Lehre von der Bedeutung des Eies als «nichtzelliges Zellenproduct» fallen lassen muß und die Zellnatur desselben wieder anerkennt! Was die Dotterbildung anlangt, so ist er jetzt in das andere Extrem verfallen; während vorher der ganze Dotter von Außen (vom Epithel) in das Ei kommen sollte, soll er jetzt im Ei selbst entstehen und zwar dadurch, «daß der Zellenleib in eine große Anzahl kleinerer und größerer Kügelchen zerfällt, die gegen Farbstoffe im Anfang fast genau so reagiren wie das chromatische Plasma vor seinem Zerfall». Dieser Zerfall des Plasmas soll im ganzen Ei ziemlich gleichzeitig eintreten; den Nährzellen und Epithelzellen soll überhaupt keine Rolle für die Vergrößerung des Eikörpers zukommen. Wenn man nun nicht gerade annehmen will, daß bei dem von Will untersuchten *Colymbetes fuscus* L. die Dotterbildung in vollständig anderer Weise von Statten geht als bei den von mir daraufhin geprüften Insecten, so kommt man nothwendig zu der Ansicht, daß Will diesmal wieder in der Deutung seiner Präparate nicht ganz glücklich war. Wie oben gezeigt, kann bei den Ameisen und Wespen keine Rede von einem gleichzeitigen Zerfall des Eiplasmas in Dotterkugeln sein. Diese treten an denjenigen Theilen der Eioberfläche, die dem Follikelepithel zugekehrt sind, auf und zwar in Gestalt kleinster Körnchen, in denen dann feste Substanzen

¹⁾ Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIII., 1886, pag. 329—368.

in Gestalt feinsten Körnchen sich zeigen, die sich jedoch gegen Färbemittel (speciell Carmine) ganz anders verhalten wie das von ihm fog. chromatifche Plasma. Bei einer guten Borax-carminfärbung z. B. bleiben die Dotterkörper vollständig ungefärbt.

Erst nach und nach dringen die Dotterelemente, allmählich an GröÙe zunehmend, auch in die mittleren Theile des Eies vor, während in den oberflächlichen Schichten stets neue entstehen. Ich glaube nun, daß sich diese Befunde am allernatürlichsten erklären lassen, wenn man annimmt, daß die zur Bildung des Dotters dienenden Stoffe von den Epithelzellen des Eifaches bereitet und in flüssigem Zustand dem Eikörper zugeführt werden, wo sie dann noch eine Umwandlung in die eigentliche Dottersubstanz erleiden würden. Möglicherweise hängen mit dieser Function des Epithels die von mir geschilderten Degenerationsvorgänge zusammen.

Ferner möchte ich auch den fog. Nährzellen nicht jede Rolle bei der Ernährung des Eies absprechen. Denn es wäre sonst doch merkwürdig, daß ihre schließlich zum vollständigen Zerfall führende Reduction gerade gleichen Schritt mit der Volumvergrößerung des Eies hält; denn irgendwohin müssen die aus ihrer Auflöfung resultirenden Stoffe doch kommen, und da scheint mir die Annahme, daß sie in den Körper des reifenden Eies übertreten, immer noch die wahrscheinlichste, besonders da das Ei häufig einen Fortsatz zwischen die Nährzellen hineinsendet, der ja in manchen Fällen, wo dieselben weit von den Eiern entfernt liegen, eine recht beträchtliche Länge erreicht (*Aphiden*, auch *Notonecta* nach den Beobachtungen von Will u. A.). Man wird doch schwerlich annehmen wollen, daß ein derartiges ansehnliches und constant auftretendes Gebilde ohne jede Function sein sollte.

Welche Theile des reifen Eies aus den von den Nährzellen gelieferten Stoffen hervorgehen, läßt sich vorderhand allerdings

nicht fagen; Vermuthungen aufzustellen hat keinen Zweck, da nur speciell darauf gerichtete Untersuchungen Anhaltspunkte bieten können.

Ich will hier weiter noch bemerken, daß ich bei meinen Objecten nichts von den Vorgängen wahrgenommen habe, die Will an dem Kern des reifenden Eies von *Colymbetes* beobachtet hat und die ihn zu dem Schlusse führten, daß fortwährend Theile des Kernes in Plasma sich umwandeln, und daß so das Ei lediglich auf Kosten der Kernsubstanz wachse; ich vermeide es auch, irgend eine Erklärung für seine Befunde zu suchen, da vielleicht der Autor selbst dieselben in einer nächsten Untersuchung ebenfalls für degenerative Vorgänge erklären wird.

Zunächst möchte ich hier noch einiges über die eigenthümlichen, stäbchenartigen Körperchen einschalten, welche die oben geschilderte, auffallende, faserige Structur des Plasmas jüngerer Eier von *Camponotus ligniperda* hervorbringen. Wenn man ein Ei, das noch keine Dotterelemente enthält und die Fadenstructur noch aufs deutlichste zeigt, zerdrückt, so erhält man diese Stäbchen mit Leichtigkeit isolirt. Sie stellen dann kurze, an beiden Enden abgerundete stäbchenförmige Körperchen dar, die eine Länge von 10—12 μ besitzen und meist etwas gebogen sind (Fig. 18). Sie sind ziemlich stark lichtbrechend und lassen von einer inneren Structur nichts weiter erkennen, als daß einem jeden Stäbchen ein stärker lichtbrechendes Körperchen etwa in der Mitte oder mehr dem einen Ende genähert eingelagert ist. Nach Behandlung mit schwacher (1%) Essigsäure tritt dieses Körnchen deutlicher hervor, ebenso eine periphere, dunkler erscheinende Hülle; manchmal glaubte ich eine Structur im Innern zu erkennen (Fig 18 bei *), die sich etwa so erklären ließe, daß ein innerer Hohlraum von einer Anzahl quer verlaufender Fasern oder Platten durchsetzt wird. Ich bemerke jedoch ausdrücklich, daß ich dies nicht stets sehen konnte. Sehr merkwürdig ist nun, daß diese Körperchen sich durch Theilung

vermehrten; man trifft häufig zwei in der Weise zusammenhängend wie in Fig. 18, also etwa gerade wie Theilungszustände von Bakterien. Man könnte gegen die Auffassung dieses Bildes als Theilungsstadien natürlich leicht einwenden, daß sie uns durch zufällig zusammenhängende Stäbchen vorgetäuscht würden. Es erscheint dies jedoch einerseits unwahrscheinlich, weil ich nie mehr als zwei zusammenhängend fand und weil auch aus gleich noch näher zu besprechenden Gründen eine Vermehrung dieser Körperchen im heranreifenden Ei stattfinden muß.

Ich hielt diese Stäbchen anfangs für die Elemente einer eigenthümlichen Plasmastructur, und da mich zunächst die Kernverhältnisse am meisten interessirten, achtete ich nicht weiter auf dieselben, und glaubte auch, da ich sie in älteren Eiern nicht mehr bemerkte, keinen weiteren Werth auf dieselben legen zu müssen. Nachdem ich jedoch mit der Untersuchung der Kernumwandlung zu Ende gekommen war, versuchte ich das erste Auftreten dieser Stäbchen in den jüngeren Eiern zu beobachten; denn wie oben erwähnt findet sich in ganz jungen Eiern (Fig. 1, 2 und noch jüngeren) nichts davon, sondern das Plasma derselben zeigt die gewöhnliche, feinkörnige Structur. Ich war nun sehr erstaunt, als ich fand, daß auch die Epithelzellen in der Umgebung der jungen Eier mit solchen Stäbchen ganz vollgepfropft sind, so daß in einer gewissen Region des oberen Theiles der Eiröhre alle Zellen, mit Ausnahme der Nährzellen und Eier, vollständig von diesen Gebilden erfüllt sind. Fig. 20 und 21 stellen drei solche Zellen aus einem Flächenschnitt dar, wo die Stäbchen, die meist ungefähr senkrecht zu der der Tunica propria anliegenden Zellseite stehen, im Querschnitt erscheinen. Sie liegen nahe an einander und ich glaubte zwischen ihnen ein feines Maschenwerk zu sehen, wie es die Figuren zeigen; Fig. 22 zeigt dann drei derartige Zellen im Längsschnitt bei etwas schwächerer Vergrößerung. Wahrscheinlich gehen nun diese Stäbchen aus den Epithelzellen in das

junge Ei über, denn sobald im Ei die faserige Structur, wie sie Fig. 3 z. B. zeigt, deutlich vorhanden ist, sind sie in den Epithelzellen des Eifaches nicht mehr nachzuweisen; auch in den Nährzellen habe ich zu keiner Zeit Stäbchen bemerkt. Da nun die Eier zu der Zeit, wo außerhalb keine Stäbchen mehr sich finden, noch verhältnißmäßig klein sind, und da bis zum Beginn der Dotterbildung ihr ganzes Plasma vollständig von den Stäbchen erfüllt wird, so muß man wohl eine Vermehrung derselben durch Theilung annehmen und wird demnach die oben beschriebenen, paarweise zusammenhängenden Stäbchen als solche Theilungszustände betrachten dürfen.

Jedermann, der die Sache soweit verfolgt hat, wird es für das Wahrscheinlichste halten, daß diese Stäbchen parasitische Bakterien sind. Dieser Gedanke ist heutzutage so naheliegend, daß ich auch zuerst auf ihn verfiel und alsbald einige Versuche in dieser Richtung anstellte, deren Resultate hier folgen. Zuerst wurden frische derartige Stäbchen mit 5% Sodalösung behandelt. Unmittelbar nach dem Zusatze der Lösung bemerkt man an denselben keine Veränderung, hingegen werden die großen Chromatinmassen in den Kernen der Nährzellen sofort gelöst. Nach $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ stündiger Einwirkung der Sodalösung werden die Stäbchen allmählich blässer und schließlich verschwinden sie vollständig ohne aufzuquellen, wie es scheint; Bakterien aus Heuinfusionen dagegen haben sich bei dreitägigem Aufenthalt in 5% Sodalösung nicht im geringsten verändert. Eine andere Probe stellte ich in verdünnter Eiweißlösung bei 30° C. in die feuchte Kammer, wo sie sich ca. einen Tag unverändert erhielten. Bei längerem Aufenthalt traten die in Fig. 19 dargestellten Veränderungen an den Stäbchen auf. Dieselben blähten sich zuerst unter oder in der Mitte, oder auch an einem Ende auf und erreichten schließlich vollständig Kugelgestalt. Das helle Körnchen in denselben blieb stets sichtbar und quoll ebenfalls etwas auf; schließlich gingen dann die so gequollenen Stäbchen allmählich

zu Grunde, ohne irgend etwas Erwähnenswerthes zu zeigen. Das Aufquellen bis zu prallgefüllten Blasen scheint mir die Annahme einer dichteren Wandschicht und eines weniger dichten Inhaltes zu unterstützen. In Trypsinlösung werden die Stäbchen theilweise, vielleicht auch ganz aufgelöst, wobei sie zuerst ein etwas gekörneltes Aussehen annehmen. Wenn nun schon diese Versuche gegen die Bacteriennatur derselben sprechen, so wird diese auch noch aus anderen Gründen unwahrscheinlich. Zunächst bilden die Stäbchen und die durch sie bedingte Structur ein ganz regelmäßiges Vorkommen bei *Camponotus ligniperda* sowohl als auch bei *Formica fusca*. Ich habe dieselben zu allen Zeiten, in allen von mir untersuchten Ovarien bei Weibchen sowohl als bei Arbeitern gefunden, obwohl die zur Untersuchung dienenden Thiere in einem Zeitraum von fünf Jahren und an verschiedenen Fundorten, theils in hiesiger Umgegend, theils auch in Ueberlingen am Bodensee gefangen wurden.

Ebenso constant habe ich bei anderen Ameisen, bei der Wespe und auch bei einigen anderen Insecten keine Spur davon finden können. Außerdem darf vielleicht auch ihr weiteres Verhalten in dem reifenden und sich entwickelnden Ei, das wir gleich noch betrachten wollen, als ein Grund gegen ihre Bacteriennatur betrachtet werden. Ebenso dürfte wohl der Umstand dagegen sprechen, daß man in Zellen, die damit ganz vollgepfropft sind, normale Kerntheilung trifft (Fig. 20), was doch wohl beweist, daß die Zellen ganz lebenskräftig sind.

Wenn die Dotterbildung in den Eiern von *Camponotus* beginnt, verschwindet, wie bemerkt, die eigenthümliche, durch die Stäbchen bedingte Structur. Die Stäbchen selbst jedoch gehen nicht zu Grunde, sondern sie geben nur ihre regelmäßige Anordnung auf und vermehren sich, wie es scheint, nicht mehr. Sie ziehen sich aus dem größten Theil des Eies, das jetzt von Dotterbläschen erfüllt wird, zurück und lagern sich am hinteren (vegetativen) Pol in einer ungefähr mit der Oberfläche parallelen

Schicht zusammen, die an der Grenze der das ganze Ei überziehenden körnigen und intensiv sich färbenden Plasmalage (Keimhautblastem) und der inneren, die Dotterkugeln enthaltenden Partie liegt (Fig. 23). Diese Stäbchenschichte hat ihre größte Dicke gerade am hinteren Pol des Eies und keilt sich an den Seiten desselben nach vorne zu allmählich aus, so daß die ganze Lage den hinteren Eipol kappenförmig unter dem Keimhautblastem umfaßt. An dieser Stelle trifft man die Stäbchen bei *Camponotus ligniperda* und *Formica fusca* sowohl in den reifen (untersten) Eiern der Eiröhren, als auch in den frisch abgelegten Eiern. Wenn nun die Blastodermbildung beginnt, so gehen die Stäbchen größtentheils (vielleicht auch alle) in die am hinteren Eipol hervorsprossenden Blastodermzellen und in die darunter liegenden Zellen über.

Um diese Vorgänge und ihr weiteres Schicksal eingehender zu verfolgen, fehlte mir das nöthige Material an Eiern und an Larven; einiges Wenige konnte ich jedoch noch an meinem Material constatiren. Zunächst glaube ich bei jungen und älteren weiblichen Larven von *Formica fusca* die Stäbchen wieder in den Ovarien und außerdem noch in zwei in der Nähe liegenden Zellgruppen gefunden zu haben. Bei *Camponotus ligniperda* dagegen konnte ich sie in den Ovarien bis jetzt mit Sicherheit noch nicht auffinden, dagegen trifft man sie bei Larven in Menge in eigenthümlichen Zellen der Darmwandung, über deren Bedeutung ich bis jetzt jedoch noch kein Urtheil habe.

Zu genaueren Resultaten ist eine ziemlich eingehende Untersuchung der Entwicklung der beiden Ameisenarten nöthig, und ich behalte mir eine weitere Mittheilung über diesen Gegenstand auf später vor. Aus diesem Grunde enthalte ich mich vorderhand auch noch jeden Urtheils über die Bedeutung der räthselhaften Stäbchen. Jedenfalls verdienen diese Thatfachen, auch wenn sich schließlich doch herausstellen sollte, daß es symbiotisch lebende Bakterien sind, unser ganzes Interesse und es stehen

ziemlich wichtige allgemeinere Resultate in Aussicht, mag die Entscheidung nach der einen oder anderen Seite fallen¹⁾).

Die gegebene Schilderung von dem Verhalten der Stäbchen bezieht sich mit Ausnahme der speciell erwähnten Punkte auf *Camponotus ligniperda*. Bei *Formica fusca* sind die Befunde im Ganzen übereinstimmende; auf einige unwesentliche Differenzen möchte ich hier noch aufmerksam machen. Die Stäbchen sind kleiner, ca. 4—5 μ , nicht so regelmäßig angeordnet, so daß die Eier nicht das charakteristische Ansehen derer von *Camponotus* haben. Außerdem läßt sich zwischen denselben noch deutlicher ein netzartiges Plasma erkennen (Fig. 17).

Nach dieser Abschweifung kehren wir wieder zu der Betrachtung der Kerne zurück.

Wir verließen dieselben beim Beginn der Dotterbildung, also zu der Zeit, wo die Nebenkerne ihre Wanderung durch die äußeren Schichten des Eies beginnen. In den Fig. 7—9 trifft man sie überall einzeln, zu zweien oder dreien zwischen die Dotterkugeln eingelagert. Auch in Eiern, wo das Chorion schon ganz deutlich ist, wie in Fig. 10, sind sie noch vorhanden, jedoch bemerkt man bei solchen öfter, daß ihre Conturen unregelmäßig sind; ich betrachte dies als ein Zeichen ihres beginnenden Untergangs, da in den reifen Eiern (sowohl bei denen aus den untersten Eifächern als auch bei frisch abgelegten) nichts mehr von ihnen aufzufinden war.

Interessanter nun sind die Veränderungen, welche der Hauptkern durchmacht. Dieser verläßt seine Lage am vorderen ani-

¹⁾ Ich möchte hier noch erwähnen, daß ich neulich bei der Untersuchung von Wespen-eiern auf die Idee kam, daß ähnliche Gebilde, wie die bei den beiden Ameisenarten aufgefundenen, vielleicht noch in weiterer Verbreitung vorkommen. Ich bemerkte dabei nämlich, was mir auch bei anderen als den erwähnten Ameisenarten schon aufgefallen war, daß beim Zerdrücken von kleinen, noch keinen Dotter enthaltenden Eiern eine Masse kleiner, runder Körperchen zum Vorschein kommt, welche möglicherweise eine ähnliche Bedeutung besitzen wie die Stäbchen bei *Camponotus ligniperda* und *Formica fusca*, und daß man diese Dinge bisher übersehen hat, weil eben das Plasma der solche feinsten Körnchen enthaltenden Eier einfach körnig erscheint. Es ist dies jedoch vorderhand lediglich eine Vermuthung, die erst der Stütze weiterer Untersuchungen bedarf.

malen Pole des Eies nicht. Hier treffen wir ihn noch in den untersten Eiern jeder Eiröhre, jedoch nicht mehr in unverändertem Zustand, sondern in Theilung (Fig. 11) und zwar hat er eine Kernspindel gebildet, an welcher man deutlich eine Aequatorialplatte und einige achromatische Spindelfasern erkennen kann. Genaueres zu sehen (besonders, ob etwa eine Polstrahlung vorhanden ist) ist wegen der Kleinheit des Objectes nicht möglich. In der Umgebung des Kernes findet sich nur feinkörniges, röthlich sich färbendes Protoplasma, welches das über die ganze Oberfläche des Eies in continuirlicher Schicht ausbreitende sog. Keimhautblastem bildet und bei Eiern auf diesen und etwas älteren Entwicklungsstadien besonders deutlich hervortritt. In frisch abgelegten Eiern ist die Kerntheilung weiter vorgerückt (Fig. 12 und 13). Dabei habe ich öfter das in Fig. 13 dargestellte Verhalten getroffen, nämlich daß, während die intensiv sich färbenden Tochterplatten schon an die Pole der Spindel gerückt sind, zwischen demselben am Aequator der Spindel eine aus ziemlich schwachgefärbten Elementen (Verdickungen der Spindelfasern?) gebildete Platte lag¹⁾; ich will dies nur erwähnen, ohne weiteren Werth darauf zu legen, da zur genaueren Untersuchung die Verhältnisse zu ungünstig sind. Ziemlich häufig traf ich nun auf Bilder wie das in Fig. 14 dargestellte.

Neben dem die Kernspindel einschließenden Protoplasmazapfen findet sich noch ein zweiter, längerer, in welchem man ein kleines, längliches, sehr intensiv gefärbtes Körperchen *sp* bemerkt. Die nächstliegende Erklärung ist nun die, daß dieses Körperchen der Kern eines eingedrungenen Spermatozoons ist, womit auch stimmt, daß der lange, dieses Körperchen enthaltende Fortsatz stets unter der Mikropyle liegt. Weiteres, besonders die wahrscheinliche Verbindung des Spermakerns mit dem Eikern, habe ich nicht beobachtet, da ich keine besonders darauf

¹⁾ Carnoy, J. B., beschreibt Aehnliches in Gewebszellen verschiedener Insecten (La Cytodiérèse chez les Arthropodes; la Cellule. t. I., 1885).

gerichteten Untersuchungen anstellte, und da die Ameisen dafür kein günstiges Material find. Ihre Fortpflanzungsverhältnisse find wahrscheinlich dieselben wie bei den Bienen, daß also theils befruchtungsbedürftige, theils parthenogenetisch sich entwickelnde Eier vorkommen, welche jedoch nicht wie bei jenen, wo die Drohneneier in besondere Zellen abgelegt werden, äußerlich zu unterscheiden find.

In Fig. 15 ist ein Medianfschnitt durch ein etwas älteres Ei dargestellt. Es findet sich in der Mittellinie eine Zelle, deren Kern in Theilung ist (Fig. 7), die erste Furchungszelle; diese vermehren sich nun in rascher Folge und zerstreuen sich dann durch das ganze Ei, indem sie allmählich immer weiter nach hinten vordringen (Fig. 16). Während dieser Vorgänge findet sich in der äußeren, dunkler sich färbenden Plasmafschicht des Eies am oberen Pol eine Gruppe von stark sich färbenden Körnchen eingelagert (Fig. 15, 16 *Rbl*), die genau ebenso aussehen, wie die eine Hälfte des in Theilung begriffenen Eikernes (vergl. Fig. 12 und 14). Später beobachtet man diese Körnchengruppen nicht mehr; sei es nun, daß sie austreten, oder daß sie an ihrem Platze zu Grunde gehen, jedenfalls glaube ich, daß wir diese Körnchengruppe, die nach meiner Ansicht aus einer Theilung des Eikernes hervorgegangen ist, als das Aequivalent des Kernes eines Richtungsbläschens betrachten dürfen. So lückenhaft diese letzten Beobachtungen auch find — sie ergaben sich eigentlich nur nebenbei und an einem für diese Fragen ungünstigen Material — so lassen sie doch erkennen, daß die in Rede stehenden Vorgänge bei den Insecten wahrscheinlich aufs engste an die bei anderen Thieren beobachteten sich anschließen werden.

Das Hauptresultat dieses letzten Theiles ist jedenfalls, daß das Insectenei stets einen Kern enthält, und daß dieser Kern sich beim Heranreifen des Eies ebenso verhält wie derjenige anderer Eier, daß er sich im abgelegten Ei indirect theilt, wo-

durch höchst wahrscheinlich die Bildung von Richtungskörperchen oder wenigstens ein äquivalenter Proceß veranlaßt wird. Alles dies hatte ich schon in meiner oben citirten vorläufigen Mittheilung vor zwei Jahren ebenso dargestellt — nur die, wie ich jetzt glaube, dem Kern des Richtungsbläschens entsprechende Körnchengruppe hatte ich noch nicht gesehen — und trotzdem erwähnt Will in seiner letzten Arbeit meine Resultate mit keinem Wort, wo er angibt, daß es ihm bei *Dytiscus* gelungen sei, ähnliche Verhältnisse aufzufinden!

Ich will hier anfügen, daß ich bei meinen Objecten nichts von den von Will bei *Dytiscus* beschriebenen Kernveränderungen habe bemerken können. Nach ihm soll im reifenden Ei dieses Käfers der Kern «an die Oberfläche des Eies herantreten, sich auf derselben ein wenig ausbreiten und sich allmählich in ein feinkörniges Protoplasma umwandelnd als Kern schwinden», wobei ein kleiner Theil der Kernmasse von der Metamorphose im Eioplasma verschont bliebe, indem sich in der Umgebung einiger Chromatingranula ein Quantum hellen Kernsaftes ansammelte, welche beiden Theile dann die Gestalt eines kleinen, hellen Bläschens von runder Form annehmen, welches Bläschen sich dann in die Kernspindel verwandelt.

Ich halte es vorderhand nicht gerade für wahrscheinlich, daß in den bei der Eireifung am Keimbläschen auftretenden Veränderungen bei verhältnißmäßig so nahe verwandten Thieren, wie *Dytiscus* und die von mir untersuchten Insecten sind, so bedeutende Differenzen vorhanden sein sollen und glaube, daß eine genauere Untersuchung eine erwünschte Uebereinstimmung bringen wird.

Es ist merkwürdig, daß die eigenthümlichen von mir geschilderten Structurverhältnisse an Protoplasma und Kern der Ameiseneier noch bisher von keinem Beobachter bemerkt wurden; es mag dies z. Th. wohl damit zusammenhängen, daß man weibliche Ameisen überhaupt nicht häufig zur Untersuchung

erhält. Noch mehr erstaunte ich mich jedoch, daß ein so genauer Beobachter wie Leydig, der die weiblichen Geschlechtsorgane von *Formica fusca* L. untersucht hat¹⁾, die Kernverhältnisse nicht bemerkte. Allerdings scheint die eigenthümliche Kernvermehrung in der Deutlichkeit, wie sie sich bei Ameisen und Wespen findet, bei anderen Insecten nicht häufig vorzukommen.

Korfschelt²⁾ hat im zweiten Eifach von *Musca* etwas Aehnliches gefunden. In der Umgebung des Keimbläschens liegen helle Bläschen, die sich nicht färben und die nach Ansicht des genannten Forschers vielleicht in Beziehung zur Dotterbildung stünden.

Auch bei anderen Thieren hat man Derartiges nicht häufig gefunden. Am ersten fällt ja die Aehnlichkeit auf, welche die in den Ameiseneiern stattfindende Kernvermehrung mit den im Ei der Ascidien zur Bildung der Follikelepithelzellen führenden Processen hat. Obwohl dieses Thema noch in neuester Zeit von verschiedenen Forschern eingehend behandelt wurde, so gehen die Ansichten über die feineren Vorgänge dabei doch noch weit auseinander. Während Fol³⁾ die Kerne der Follikelzellen durch einen Knospungsvorgang an der Membran des Eikernes ihren Ursprung nehmen läßt, glaubt Roule⁴⁾, daß sie aus den den Kern verlassenden Nucleolen entstehen, Sabatier⁵⁾ endlich leugnet jede directe Betheiligung des Kerns und nimmt an, daß sie aus Chromatinkörnchen (*grains de chromatine du vitellus*) im Eiplasma in der Nähe des Kernes entstünden. Es ist natürlich ohne eigene Untersuchungen nicht möglich, sich direct für die eine oder andere Ansicht auszusprechen, nur glaube ich, daß, wenn in den sog. Follikelzellen und in den Testazellen von *Molgula* und *Diazona* wirkliche Kerne nachzuweisen sind,

¹⁾ Nov. Act. t. XXV., 1867, II. Abh., pag. 21 ff., II. Fig. 11.

²⁾ Zool. Anz. 1885, pag. 600.

³⁾ Fol, H., Recueil zoologique Suisse. t. I., pag. 91—160, 1883.

⁴⁾ Roule, L., Comptes rend. t. XCVI., pag. 1069—1072, 1883.

⁵⁾ Sabatier, A., Rec. zool. Suisse. t. I., pag. 423—458, 1884.

der Eikern an der Entstehung derselben irgendwie betheiligt ist, da man bis jetzt wohl kaum annehmen darf, daß Kerne frei entstehen, wie dies nach Ansicht von Sabatier der Fall wäre. Jedenfalls scheint die Kernentstehung eine gewisse Aehnlichkeit mit der von mir bei den erwähnten Hymenopteren beobachteten zu haben. Das schließliche Resultat ist jedoch ganz verschieden; denn bei den Ameisen und Wespen kann keine Rede davon sein, daß die neuentstandenen Kerne in irgend einer Beziehung zu den Kernen des Follikelepithels stehen, da schon beim Beginn des Processes ein wohl ausgebildetes Follikelepithel vorhanden ist, und besonders da ja die Kerne noch im Ei nachzuweisen sind, nachdem Chorion und Dotterhaut schon entstanden sind.

Aehnliche Vorgänge hat Balbiani¹⁾ bei *Geophilus longicornis* und *carpophagus* gefunden. Die Abbildungen, bes. von der letzteren Art, sind so präcis, daß kaum ein Zweifel darüber existiren kann, daß vom Eikern Knospen entstehen, welche dann zu Kernen der Epithelzellen und zum Dotterkern werden sollen. Was das Letztere anlangt, so hat sich Balbiani dabei vielleicht durch die Bedeutung, die er dem Dotterkern beilegt, etwas beeinflussen lassen.

Welche Function den von mir sogenannten Nebenkernen zukommen mag, ist schwer zu sagen; daß sie später verschwinden, ohne daß es bis jetzt gelungen ist nachzuweisen, was aus ihnen wird, spricht nicht dafür, daß ihnen irgend eine größere Bedeutung zukommt. Jedenfalls haben sie mit der Dotterbildung direct nichts zu thun, da diese an anderen Stellen des Eies zuerst auftritt, und da schon die kleinsten Dotterpartikel durch geeignete Färbungsmethoden scharf von den Nebenkernen zu unterscheiden sind, und da diese noch lange Zeit zwischen den Dotterkugeln mit voller Schärfe nachzuweisen sind.

Jedenfalls verdienen alle diese Vorgänge die größte Be-

¹⁾ Balbiani, E., Zool. Anz. 1883, pag. 658—662 und pag. 676—680.

achtung, da sie zeigen, daß unsere Kenntnisse von den Reifungsvorgängen des Eies noch manche Lücken aufweisen, und da sich vielleicht bei solchen Untersuchungen schließlich doch noch gewisse Anhaltspunkte für die Function des Zellkernes ergeben können.

Immerhin aber ist große Vorsicht nicht nur in den Untersuchungsmethoden, sondern besonders auch in der Deutung der Untersuchungsergebnisse geboten.



Nachschrift.

Ich war eben im Begriff, das Manuscript der vorliegenden Arbeit an die Druckerei abzuliefern, als ich durch die Güte des Verfassers¹⁾ eine Abhandlung erhielt, die das Thema meiner Untersuchung ebenfalls behandelt. Leider war es mir bei der knapp gemessenen Zeit nicht mehr möglich, mein Manuscript umzuarbeiten, um eine Besprechung der Resultate dieser Arbeit an den betreffenden Stellen einzuschalten.

Da beide Aufsätze jedoch denselben Gegenstand behandeln, so kann ich nicht umhin, hier noch wenige Bemerkungen anzufügen, theils um einige Versehen, die sich dort finden, zu berichtigen, theils um meine Ansicht über einige Untersuchungsergebnisse Stuhlmann's darzulegen.

Zunächst erlaube ich mir darauf hinzuweisen, daß Stuhlmann in meiner vorläufigen Mittheilung Einiges gelesen hat, was überhaupt nicht in derselben steht; er sagt p. 61 von *Vespa*: «Zwar sieht man bisweilen an der Peripherie des Eikernes ein Chromatinbröckchen, doch konnte ich nie finden, daß ein solches sich ver-

¹⁾ Stuhlmann, F., Die Reifung des Arthropodeneies. Ber. d. natf. Ges. zu Freiburg i. B. Bd. I., 1886.

größerte, loslöste und zu einem Kern anwächst, wie Blochmann das behauptet.» Davon steht nun in meiner Mittheilung nichts, sondern ich sagte dort p. 244: «Bei etwas älteren Eiern finden sich zarte knötchenförmige Verdichtungen, welche allmählich größer werdend sich ablösen und selbst Bläschengestalt annehmen.» Nach der Ansicht von Stuhlmann sollen dann die größeren Nebenkerne durch Zusammenschmelzen von kleineren entstehen, was ich entschieden für unrichtig erklären muß; ich bitte darüber meine Ausführungen oben zu vergleichen. Weiter kann ich auch offen gestanden nicht einsehen, mit welchem Recht der Verfasser die von mir geschilderten Nebenkerne für «Dotterconcretionen» erklärt; denn damit, daß er dies einfach als seine Ueberzeugung ausspricht, ist doch wahrlich nichts bewiesen. Mag schließlich aus den Nebenkernen werden, was da will, einfach mit Dotterconcretionen indentificiren darf man sie nicht, da sie, wie ich oben des eingehenderen nachwies, sich doch wesentlich anders verhalten als Dotterkugeln, da sie sonst unter denselben nicht noch mit so großer Leichtigkeit durch ihr anderes Verhalten gegen Farbstoffe, selbst in mit Dotter ganz vollgepfropften Eiern, nachzuweisen wären.

Ueberhaupt sollte man doch erwarten, in einer so umfangreich angelegten Arbeit eine der wichtigsten Reifungserrscheinungen, nämlich die Entstehung des Dotters, etwas eingehender behandelt zu finden. Statt dessen beschränkt sich aber der Autor durchweg nur auf sehr allgemein gehaltene Bemerkungen über Zeit und Ort des Auftretens der Dotterelemente. Besonders hat der Verfasser nirgends seine Ansicht über die auch gerade bei Insecten viel discutirte Frage, ob der Dotter im Ei gebildet, oder als schon geformte Partikel von außen in dasselbe aufgenommen wird, eingehender dargelegt. Einmal läßt er den Dotter in der Nähe des Keimbläschens und unter dem Einflusse desselben (bei *Pieris brassicae*) entstehen, das andere Mal tritt er in den seitlichen und hinteren Partien des Eies auf (*Vespa* u. a.). Ferner

ist nicht recht ersichtlich, was für ein Unterschied von ihm zwischen den sog. Reifungsbällen und den Dotterkernen (wie er die von mir Nebenkerne genannten Gebilde nennt) macht, da ja diese Bälle doch schließlich auch zu Dotter werden sollen, was z. B. für *Anomalon circumflexum* direct beschrieben wird (sie verschmelzen zum Dotterkern), und dann nochmals in der Zusammenfassung für die Hymenopteren allgemein angegeben wird (p. 77). Das Natürlichste wäre doch wohl gewesen, in dem Austritt der Reifungsbälle eine der von mir beschriebenen Entstehung der sog. Nebenkerne analoge Erscheinung zu sehen! Es kann ja ganz gut sein, daß die Nebenkernbildung nicht nur auf Ameisen und Wespen beschränkt ist, sondern auch bei anderen Insecten vorkommt. Ich habe sie zwar bis jetzt in anderen Fällen nicht beobachtet, doch kann dies damit zusammenhängen, daß ich überhaupt nicht sehr viel andere Insecten darauf hin untersuchte, außerdem kann ich auch einzelne Fälle übersehen haben, da ich bei Arten, wo ich die Nebenkerne im frischen Zustand nicht sehen konnte, mir nicht die Mühe nahm Schnitte anzufertigen. Es lag ja nicht in meiner Absicht, die Eireifung im Allgemeinen zu studiren, sondern nur den eigenthümlichen Kernvermehrungsvorgang zu untersuchen.

Die Erörterung des Verfassers über die morphologische Bedeutung des Austritts der Reifungsbälle läßt an Klarheit viel zu wünschen übrig. So sehe ich zunächst nicht ein, warum der Vorgang nur dann als Knospung aufzufassen wäre, wenn die jungen Kerne einzeln austreten. Für die Bedeutung des Vorganges als Knospung wäre es doch ganz einerlei, ob eine oder mehrere Knospen auftreten! Der Autor sucht nun den Vorgang als eine Art indirecte Kerntheilung mit ungleichen Producten hinzustellen. Nun gut, wenn ein Kern sich auch in zwei ungleiche Bruchstücke theilt, so sind doch beide jedenfalls Kerne! Ueberall aber spricht sich der Verfasser gegen die Deutung der Reifungsbälle oder Nebenkerne als Kerne aus. Ich

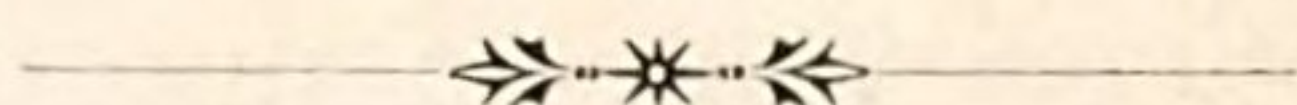
weiß nicht recht, wie man sich aus diesen Widersprüchen zurecht finden soll.

Ein wichtigerer Punkt ist jedoch der, daß Stuhlmann für alle von ihm untersuchten Thiere angibt, daß der Eikern im reifen Ei vollständig verschwunden sei. Es beliebt dem Autor dabei, meine ganz directen Angaben über das Vorkommen einer Kernspindel am animalen Pol des reifen Eies in Zweifel zu ziehen, weil meine vorläufige Mittheilung schon im Mai 1884 veröffentlicht, eine weitere Arbeit bis jetzt aber noch nicht erschienen sei. Dabei hat er nicht einmal die mir zur Untersuchung dienenden Objecte genauer geprüft. Ameisen hat er überhaupt nicht untersucht und von *Vespa* standen ihm nach seiner eigenen Angabe keine reifen Eier zur Verfügung. Nun, ich hoffe, daß die beigegebenen Figuren die obwaltenden Zweifel einigermaßen lösen werden. Die bis auf *Peripatus* durchaus negativen Befunde Stuhlmann's beweisen mir nur, daß er nicht mit hinreichender Genauigkeit untersucht hat; denn da es mir gelungen ist, bei einer ganzen Anzahl von Insecten (*Camponotus ligniperda*, *Formica fusca* und *sanguinea*, *Myrmica laevinodis*, *Vespa vulgaris*) diese Kernspindel nachzuweisen, so wird man es wohl nicht allzukühn finden, wenn ich behaupte, daß sie wahrscheinlich auch bei den von ihm untersuchten Insecten, also allgemein, vorkommt. Denn derartige principielle Vorgänge sind nach allen bisherigen Erfahrungen sehr wenig Schwankungen unterworfen. Gerade die Befunde bei *Peripatus* hätten ihn zur Vorsicht mahnen sollen, da er hier eine Kernspindel aufgefunden hat. Trotzdem nach seinen Untersuchungen zu gewissen Zeiten der Eikern vollständig verschwinden soll, nimmt er eine Continuität desselben an. Von einer Continuität des Kernes kann man meiner Ansicht nach aber nur dann sprechen, wenn derselbe in einer gewissen charakteristischen Form nachzuweisen ist; denn daß seine Substanz nicht verloren geht, ist selbstverständlich.

Was endlich Stuhlmann's Angabe anlangt, in den Furchungszellen nie karyokinetische Figuren gefunden zu haben, so will ich hier ausdrücklich hervorheben, daß ich von *Camp-notus ligniperda* und *Formica fusca*, bei denen ich allein die Entwicklung des Eies studirt habe, Präparate besitze, in welchen Dutzende von Furchungszellen die schönsten Kernspindeln zeigen. Amöboid bewegliche Kerne dagegen, wie er sie für *Musca* abbildet, habe ich nie gesehen.

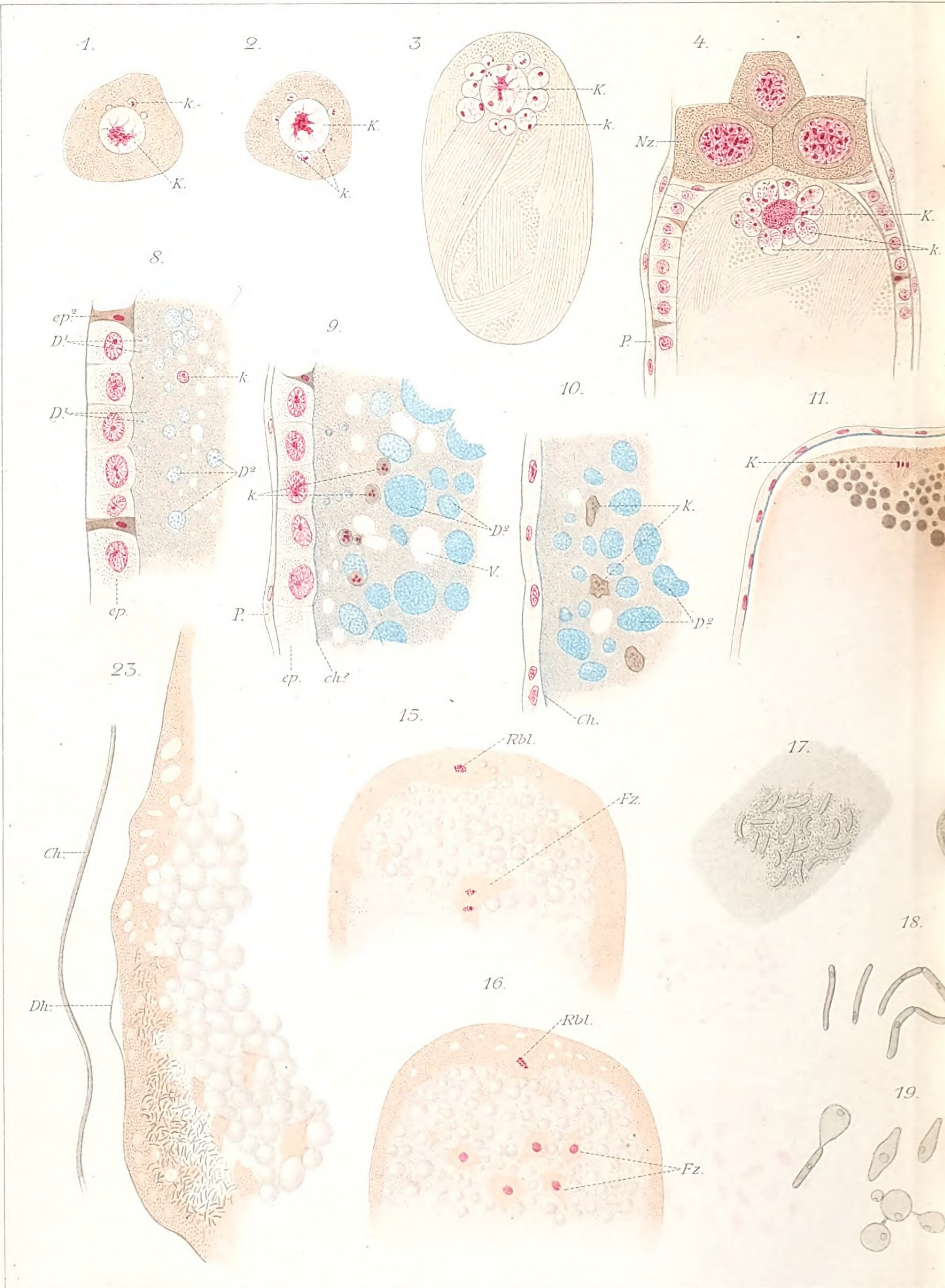
Auf pag. 57 ist Stuhlmann der Ansicht, daß «richtige Karyokinese» überhaupt bei Insecten noch sehr wenig beobachtet sei, er citirt dabei die Angaben von Bütschli, Balbiani, Meyzel, Korschelt und mir, dabei ist aber seiner Aufmerksamkeit entgangen, daß Carnoy in dem schon oben citirten, umfangreichen Aufsatz die «richtige Karyokinese» bei einer recht beträchtlichen Anzahl von Insecten und aus allen Geweben derselben ausführlich beschreibt und durch einige hundert vortreffliche Abbildungen illustriert!

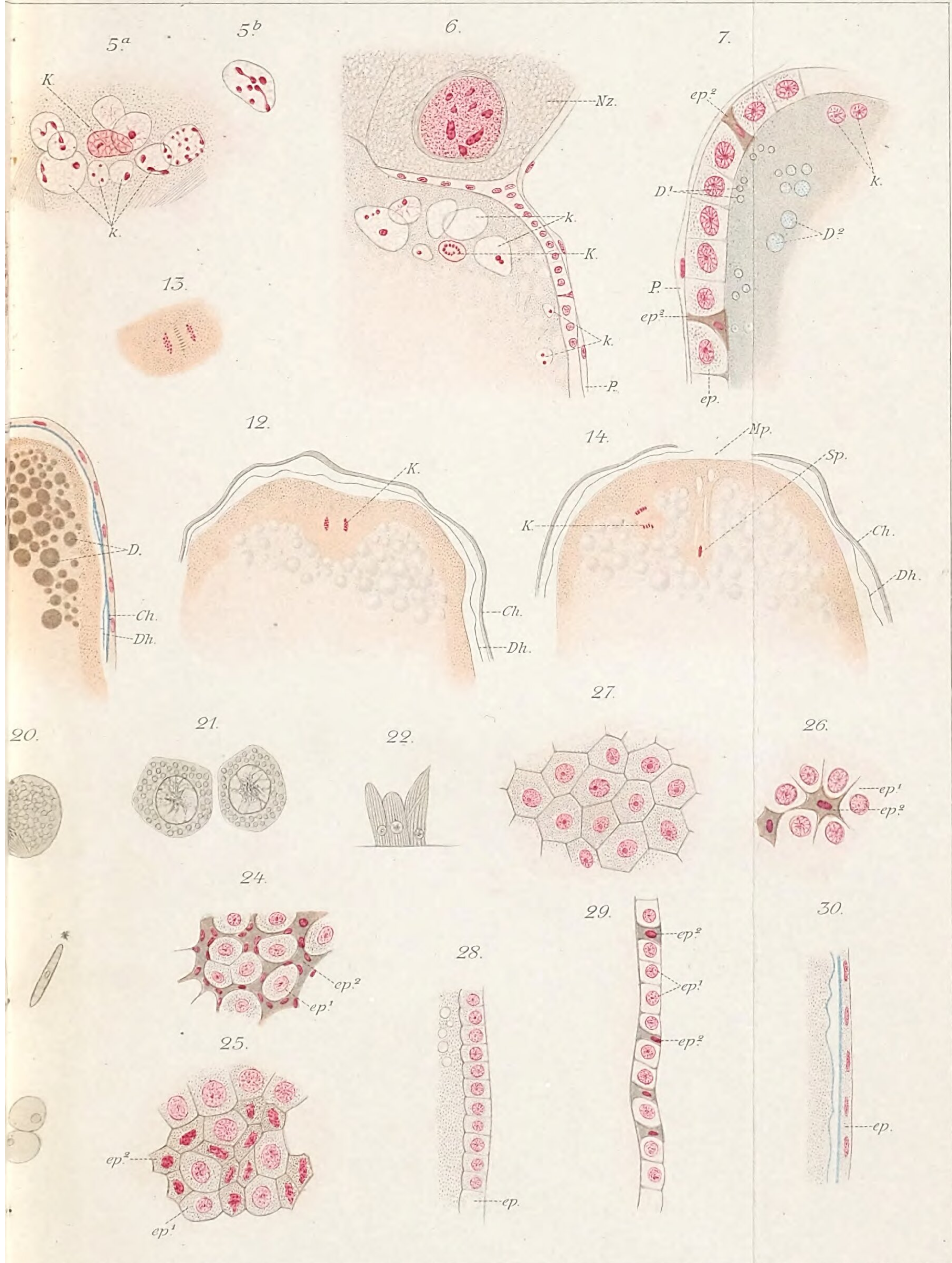
Nach dem Gefagten dürfte man wohl auch bei den Objecten Stuhlmann's durch genauere Untersuchung etwas andere Resultate erhalten.



Figurenerklärung.

Die Figuren sind mit Ausnahme von Fig. 18 und 19 nach Paraffinschnitten, die auf dem Objectträger nach der im Text angegebenen Weise behandelt wurden, gezeichnet. Die verschiedenen Töne geben so gut als möglich die erzielten Färbungen wieder. Die feineren Verhältnisse wurden theils mit Seibert h. J. $\frac{1}{12}$, theils mit Hartnack h. J. Nr. II untersucht. Zum Entwerfen der Zeichnungen wurde der Abbe'sche Apparat benutzt und dann die Figuren auf ein passendes Maß reducirt. Dabei ist zu bemerken, daß die Eikerne der Deutlichkeit wegen im Verhältniß zum Ei durchweg etwas zu groß gezeichnet sind.





Allgemein gültige Bezeichnungen:

- Ch* = Chorion,
Dh = Dotterhaut,
D = Dotterbläschen,
D1 = jüngste Dotterbläschen,
D2 = ältere Dotterbläschen,
Ep = Epithel des Eifaches,
Ep1 = normale Zellen deselben,
Ep2 = degenerirende Zellen deselben,
Fz = Furchungszellen,
K = Hauptkern des Eis,
k = sog. Nebenkerne deselben,
Nz = Nährzellen,
P = Peritonealhülle,
Rbl = Chromatinkörnchengruppe, die wohl dem Kern des Richtungsbläschens entspricht.

Fig. 1—6: *Camponotus ligniperda* Latr.

1. } Junge Eier mit Beginn der Nebenkernbildung, 600/1.
 2. }
 3. Aelteres Ei, das schon die ausgebildete Fadenstructur zeigt, 400/1.
 4. Noch älteres Ei, 400/1.
 5a. Kern und Nebenkerne eines etwa ebenso alten wie das vorige, 400/1.
 5b. Einzelner Nebenkern.
 6. Noch älteres Ei, bei dem die Wanderung der Nebenkerne beginnt.

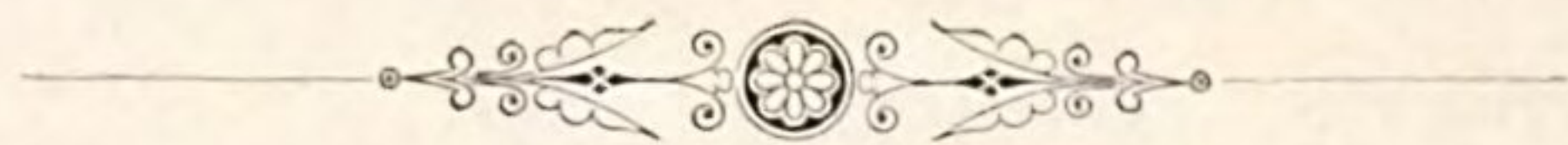
Fig. 7—17: *Formica fusca* L.

7. Randtheil eines Eies mit Beginn der Dotterauscheidung, wahrscheinlich jedoch nicht ganz tadellos conservirt, vergl. d. Text, ca. 300/1.
 8. } Randpartien von zwei älteren Eiern zur Demonstration des weiteren
 9. } Verlaufes der Dotterbildung, ca. 300/1.
 10. Randpartie eines fast reifen Eies mit unregelmäßig gestalteten (degenerirenden?) Nebenkernen, ca. 300/1.
 11. Oberer Theil eines reifen Eies (das unterste der Eiröhre). Der Hauptkern deselben hat sich in eine Kernspindel umgewandelt. Das Keimhautblastem ist sehr deutlich.
 12. Oberer Pol eines 3 Stunden abgelegten Eies. Die Kerntheilung ist weiter vorgerückt.
 13. Kern eines anderen Eies mit der eigenthümlichen Mittelplatte.
 14. Oberer Pol eines 12 Stunden alten Eies. *sp* Kern des eingedrungenen Spermatozoons. (Die Figur ist aus zwei Schnitten combinirt, der eine enthält die Spindel des Eikerns, der andere den Spermakern.)

15. Oberer Pol eines noch älteren Eies; im Keimhautblastem liegt die dem Kern des Richtungskörperchens entsprechende Chromatinkörnchengruppe. Tiefer sieht man die erste Furchungszelle, deren Kern eine weit vorgeschrittene Spindel zeigt.
16. Noch älteres Ei; es sind schon zahlreiche Furchungszellen vorhanden. Der Richtungskern ist ebenfalls noch vorhanden.
17. Theil eines Durchschnits durch ein junges Ei von *Formica fusca* L. für Demonstration der Stäbchen, 1000/1.

Fig. 18—27: *Camponotus ligniperda* Latr.

18. Frisch isolirte Stäbchen. Das Stäbchen bei * nach Behandlung mit 1% Essigsäure, 1000/1.
19. Stäbchen nach längerem Aufenthalt in Eiweißlösung bei 30° C., 1000/1.
20. } Stäbchenhaltige Epithelzellen im Querschnitt aus der betr. Region der
21. } Eiröhre, 1000/1.
22. Drei solche Zellen im Längsschnitt, schwächer vergrößert.
23. Randpartie der hinteren Hälfte eines kurze Zeit abgelegten Eies zur Demonstration der Stäbchenschicht zwischen Keimhautblastem und Dotter.
24. Epithelpartie eines jüngeren Eifaches mit Beginn der Epitheldegeneration von der Fläche, 180/1.
25. Epithelpartie eines etwas älteren Eifaches. Der Degenerationsproceß ist weiter vorgeschritten, 180/1.
26. Eine einzelliegende degenerirende Zelle, 180/1.
27. Epithelpartie eines reifen Follikels, die Epithelzellen sind stark abgeflacht, alle untereinander gleich, die degenerirten sind verschwunden, 180/1.
28. Epithel eines jungen Eifaches im Längsschnitt, 180/1.
29. Epithel eines älteren Eifaches im Längsschnitt mit einzelnen degenerirten Zellen, 180/1.
30. Epithel eines reifen Eifaches im Längsschnitt, 180/1.



N o t i z

zur

Morphologie des Auges der Muscheln.

Von

O. Bütfchli.

(Mit einer Tafel.)





Schon vor mehreren Jahren kam ich bei der Betrachtung einiger Durchschnitte des Auges von *Pecten jacobæus*, welche Herr Dr. Friedr. Blochmann für das zoologische Institut angefertigt hatte, zu einer Vorstellung über die morphologische Rückführung dieses seltsam abweichenden Sehorgans auf den sonst bei den Mollusken gewöhnlichen Augenbau, welche ich auch meinen Vorträgen über vergl. Anatomie einverleibte. Um diese Ansicht näher zu prüfen, fertigte Herr Const. Hilger auf meine Veranlassung im Laufe dieses Sommers eine Reihe weiterer Schnittpräparate des Auges der genannten Pectenart, welche denn auch zu einer erwünschten Bestätigung des Vermutheten führten. Ich beschränke mich in dieser kurzen Mittheilung darauf, jene, für die morphologische Auffassung des Auges nicht unwichtige Ansicht darzulegen und lasse andere wichtige Ergebnisse über den feineren Bau der Retina, welche das seither Bekannte wesentlich verändern werden, bei Seite, da Herr Hilger darüber ausführlich zu berichten gedenkt.

Zur allgemeinen Orientirung über den Bau des fraglichen Auges gebe ich hier eine schematisirte Abbildung des medianen Durchschnittes eines solchen, d. h. eines Durchschnittes, welcher in einer senkrecht zur Mantelfläche und senkrecht zum Mantel-

rand stehenden Ebene, also in der Längsrichtung durch den Augensiel, geführt wurde.

Die beigegefügte Figurenerklärung wird auch den mit dem Bau der Muschelaugen nicht ganz Vertrauten leicht über die einzelnen Theile deselben orientiren.

Der Theil, welcher uns hier besonders interessirt, ist die sog. hintere Pigmentzellenschicht des Auges, die zuerst Henfen¹⁾ gut darstellte und deren Zusammensetzung aus Zellen Hickson²⁾ in einer viel späteren Arbeit seltsamer Weise leugnete. Die morphologische Bedeutung dieser, mit röthlichbraunem Pigment erfüllten einfachen Zelllage, welche von der Retina durch einen, wenn auch nicht sehr erheblichen Zwischenraum, der wohl mit gerinnbarer Flüssigkeit erfüllt ist, stets getrennt erscheint, blieb feither unermittelt. Der neueste Beobachter des Pectenauges, Carrière³⁾, spricht sich hierüber ebenfalls nicht aus. Er ist der Ansicht, daß diese Pigmentzellenschicht da, wo sie mit ihrem vorderen, peripherisch aufsteigenden Rand an den Seitenrand der Retina anstößt, sich um diesen noch weiter nach vorn, wenn auch pigmentlos, fortsetze, und in das sog. Septum übergehe, welches sich als eine feine, kernhaltige Membran zwischen der vorderen Retinafläche und der Linse ausbreite. Ich will mich hier über die wirkliche Existenz eines derartigen Septums, das die meisten Beobachter schildern, nicht eingehender aussprechen, obgleich ich von derselben nicht völlig überzeugt bin; es ist dies für unsere Zwecke bedeutungslos. Daß aber die erwähnte Pigmentzellenschicht äußerlich an dem Retinarand vorbeistreiche und in dieses Septum übergehe, ist unbegründet. Vielmehr geht der dünne, peripherische Rand der Pigmentzellenschicht, da wo er an den Seitenrand der Retina anstößt,

¹⁾ Ueber das Auge einiger Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XV., 1865, p. 156.

²⁾ The eye of Pecten. Quart. journal microsc. science. N. s. Vol. XX., p. 443, 1 Taf.

³⁾ Die Sehorgane der Thiere. München u. Leipzig, 1885, p. 99 ff.

unter Umbiegung nach innen einfach in die Retina selbst über, d. h. man sieht, wie die Zellen, welche die freie hintere Fläche des peripherischen Theiles der Retina, des sog. Retinawulstes, bilden, peripherisch immer niedriger werden und schließlich einfach in die Zellen der Pigmentschicht umbiegen.

Daß diese wichtige Thatfache nicht schon früher wahrgenommen wurde, ist wohl darauf zurückzuführen, daß die Zellen an der Umbiegungsstelle sehr zart sind und daher auf Schnitten gerade hier leicht Brüche eintreten, welche den Zusammenhang lösen. Dennoch gelingt es auf sorgfältigen, guten Schnitten die Umbiegung direct zu sehen, welche aber selbst bei verletzten Präparaten aus dem ganz gleichen Aussehen der in einander übergehenden Zellen der peripherischen Retina und Pigmentschicht und der Zusammenneigung derselben mit großer Wahrscheinlichkeit erschlossen werden kann. Dieses aber um so mehr, als von einer weiteren Fortsetzung der Pigmentzellenschicht, etwa in das Septum, durchaus nichts zu finden ist.

Der geführte Nachweis des Zusammenhangs der Retina und Pigmentschicht läßt uns aber das Auge nun in einer ganz anderen Gestalt wie seither erscheinen, in einer Gestalt nämlich, welche dem entwickelteren Auge der übrigen Mollusken an die Seite gestellt werden kann. Retina und Pigmentschicht bilden auch hier zusammen eine geschlossene Augenblase, welche aber von derjenigen der anderen Mollusken wesentlich dadurch unterschieden ist, daß sich nicht ihre hintere, dem zutretenden Licht abgewendete Wand zur lichtempfindlichen Retina entwickelt, sondern umgekehrt ihre vordere, dem Licht zugekehrte Wand.

Auf dieser Verschiedenheit beruht denn auch der Grund, warum die Stäbchengebilde der Sehzellen im Auge der Muscheln nicht dem zutretenden Lichtstrahl entgegensehen, sondern von demselben abgewendet sind, wie im Auge der Wirbelthiere.

Bekanntlich leiten sich die Molluskenaugen von einer lichtempfindlich gewordenen Partie des äußeren Körperepithels ab

und dies gilt auch im speciellen für die Muscheln, wo wir solch einfache Augenbildungen nach den Untersuchungen Scharp's¹⁾ und Carrière's ebenfalls noch antreffen. Stäbchengebilde solcher äußeren lichtempfindlichen Zellen sind, wenn überhaupt entwickelt, nach außen, dem Licht zugewendet. Wird nun solch lichtempfindliches Epithel durch Einstülpung zu einer geschlossenen Augenblase, so sind die ursprünglich äußeren Enden der Zellen sämtlich nach dem Centrum der Blase gerichtet und da, wie wir sonder Zweifel annehmen dürfen, diese peripherischen Zellenden allein Stäbchen bilden können (die anderen Enden können es schon deshalb nicht, weil sie mit den zutretenden Nerven in Verbindung stehen), so folgt hieraus, daß die Stäbchen dem Licht zugewendet sind, wenn die Retina aus der inneren Hälfte der Augenblase hervorgeht, von demselben dagegen abgewendet sind, wenn sie aus der äußeren Hälfte der Blase entsteht.

Die Augenblase der Wirbelthiere verhält sich in dieser Hinsicht ganz wie die der Mollusken; daß sie aus der Hirnblase durch Ausstülpung entsteht, ist phylogenetisch in Verbindung mit den Verhältnissen bei den Tunicaten von entscheidender Bedeutung, in rein morphologischer Beziehung dagegen findet sich eine allgemeine Uebereinstimmung mit dem Muschelauge, wohlbemerkt jedoch keine phylogenetische.

Warum aber dieser Unterschied in der Bildung der Augenblase bei den Muscheln und den übrigen Mollusken? Ich glaube, die Erklärung hierfür ist nicht allzuschwierig zu finden. Sie beruht in der Verschiedenheit der Linse bei beiden Gruppen.

Bei den übrigen Mollusken ist die Linse, wenn sie überhaupt vorhanden, ein Abscheidungsgebilde, das im Innern der Augenblase gebildet wird und dort auch definitiv verbleibt. Auch bei den Cephalopoden war es jedenfalls ursprünglich so,

¹⁾ On visual organs in Lamellibranchiata. Mittheilungen der zoolog. Station Neapel. 1884, p. 447—470.

wenn hier auch secundär noch ein äußerer, außerhalb der Augenblase entstehender Theil mit der ursprünglichen Linse sich vereinigte. Wird aber eine Linse innerhalb der geschlossenen Augenblase gebildet, so bleibt keine andere Möglichkeit, als daß die hintere Hälfte der Blase Retina wird und die Stäbchen der Linse zugekehrt sind.

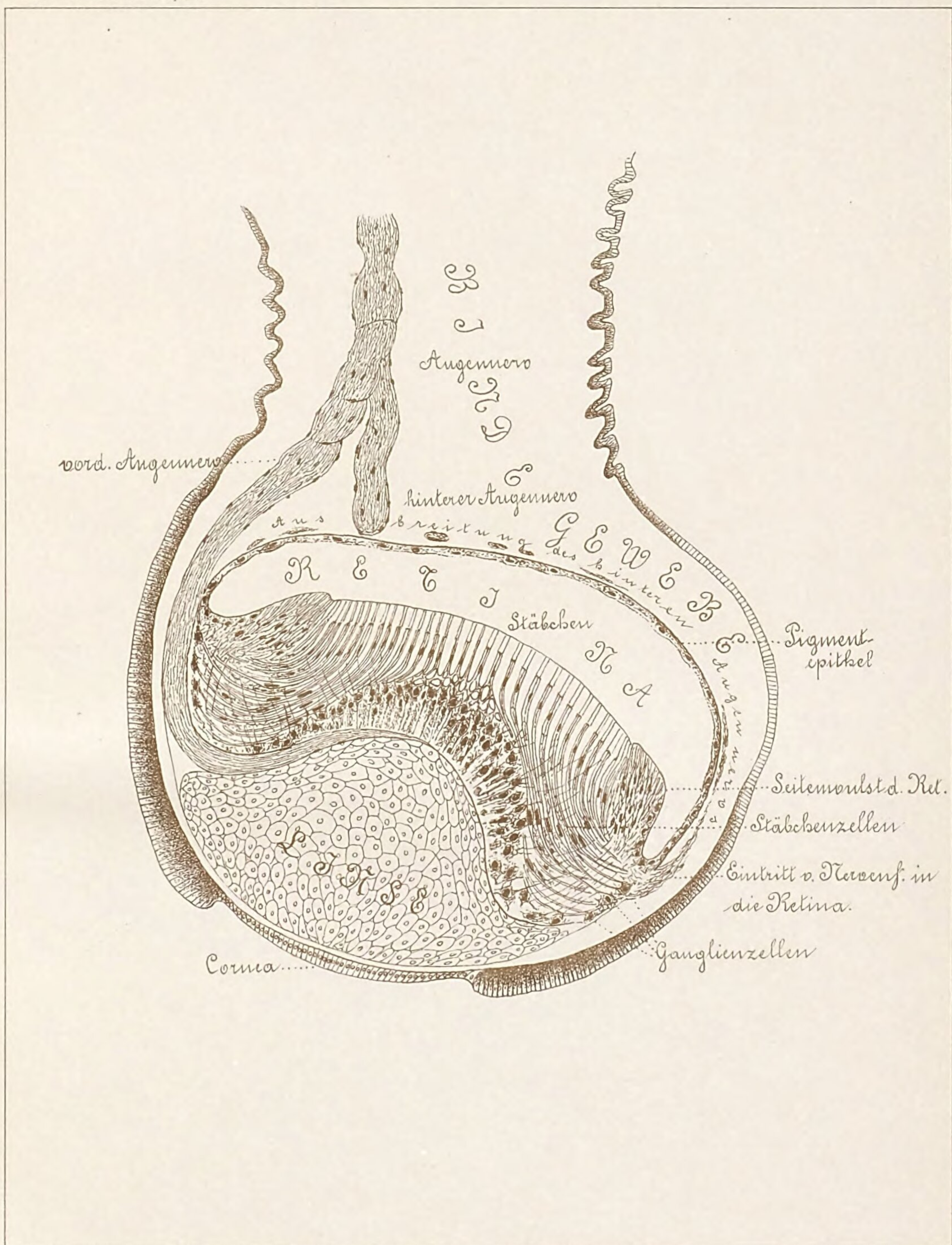
Bei den Muscheln, und entsprechend verhalten sich auch die Vertebrata, entsteht die zellige Linse außerhalb der Augenblase, zwischen dieser und der äußeren Körperoberfläche (Cornea); auch bei den Muscheln wohl zweifellos aus dem äußeren Körperepithel (und ebenso wahrscheinlich durch Einstülpung) wie bei den Vertebrata. Hieraus aber erklärt sich, daß in diesen beiden Abtheilungen die äußere der Linse zugekehrte Wand der Augenblase zur Retina wurde oder doch werden konnte und damit die Stäbchen abgewendet sich finden.

Absolut zwingend ist dieser Grund zwar nicht, denn es läßt sich wohl denken, daß bei richtiger optischer Einrichtung des Apparates das Bild von der Linse, durch die vordere, durchsichtige Wand der Augenblase hindurch, auf deren lichtempfindlichen Hinterwand entworfen werde und daher die Verhältnisse der Blase sich wie bei den übrigen Mollusken hätten gestalten können. Daß dies zu Stande hätte kommen können, scheint mir aber unwahrscheinlich, wenn wir die bei den Gastropoden und auch den Muscheln im Allgemeinen eingehaltene Entfernung zwischen Linse und Stäbchenschicht berücksichtigen. Denken wir uns die Augenblase der Muscheln noch in ihrer ursprünglichen Kugelgestalt und setzen eine ungefähr gleiche Wirkung der Linse, wie sie die jetzigen Augen haben müssen, damit ein Bild oder doch eine Lichtconcentration in der Region der Stäbchenschicht der Retina entsteht, voraus, so würde das Bild bei kugliger Blase nicht wohl auf deren Hinterwand fallen können, sondern höchstens etwas hinter die Vorderwand. Deshalb halte ich es denn auch für mehr wie wahrscheinlich, daß unter

den gegebenen Verhältnissen die Vorderwand der Blase zur Retina werden mußte.

Für die Wirbelthiere ist dies von vornherein klarer, denn bei diesen können wir uns der Annahme nicht entziehen, daß die aus dem Hirn entstehende Augenblase und die aus dem äußeren Körperepithel hervorgehende Linse ursprünglich relativ weit von einander entfernt waren, was die Umbildung der äußeren Blasenwand zur Retina leicht erklärlich macht. Daß die Linse der Vertebrata ursprünglich eine einfache Verdickung der über der Augenblase gelegenen Epidermis war, also in deren Fläche selbst lag, scheint mir aus ihrem ontogenetischen Entstehungsproceß mit großer Wahrscheinlichkeit zu folgen. Bekanntlich dürfen wir als den primären ontogenetischen und also auch phylogenetischen Bildungsgang der Wirbelthierlinse den durch Einstülpung betrachten. Diese Einstülpung kann aber, meiner Ansicht nach, wohl keine andere Bedeutung gehabt haben, wie die ursprünglich als Verdickung in der Epidermisfläche gelegene Linse in die Tiefe zu senken und so in bestimmter Entfernung von der sich allmählich vertiefenden und einsinkenden vorderen Wand der Augenblase (Retina) zu erhalten, auch wohl ihr einen äußeren Schutz zu verschaffen. Daß die Linse ursprünglich in der Epidermis lag und sich erst secundär einsenkte, scheint bestimmt daraus hervorzugehen, daß nur die Hinterwand der eingestülpten Linsenblase zur eigentlichen Linse wird, also derjenige Theil, welcher nach unserer Auffassung vor der Einstülpung als Linse in der Epidermis lag. Die vordere Wand der Linsenblase bleibt dagegen flaches Linsenepithel, als Beweis dafür, daß sie kein Theil der ursprünglichen Linse war, sondern nur deren Einstülpung unter die Epidermis bewirkte.





O. Bütschli autographirt

Carl Winter's Universitäts-Buchhandlung in Heidelberg

Lith. Anst. Werner & Winter.

Medianer Durchschnitt des Auges von *Pecten jacobaeus*.

Festschrift zur Feier des fünfhundertjährigen Bestehens der Ruperto-Carola,
dargebracht von dem naturhistorisch-medicinischen Verein zu Heidelberg

Bd.: II.

Heidelberg 1886

4 H.lit.p. 225 o-5,1/2

urn:nbn:de:bvb:12-bsb11487452-5